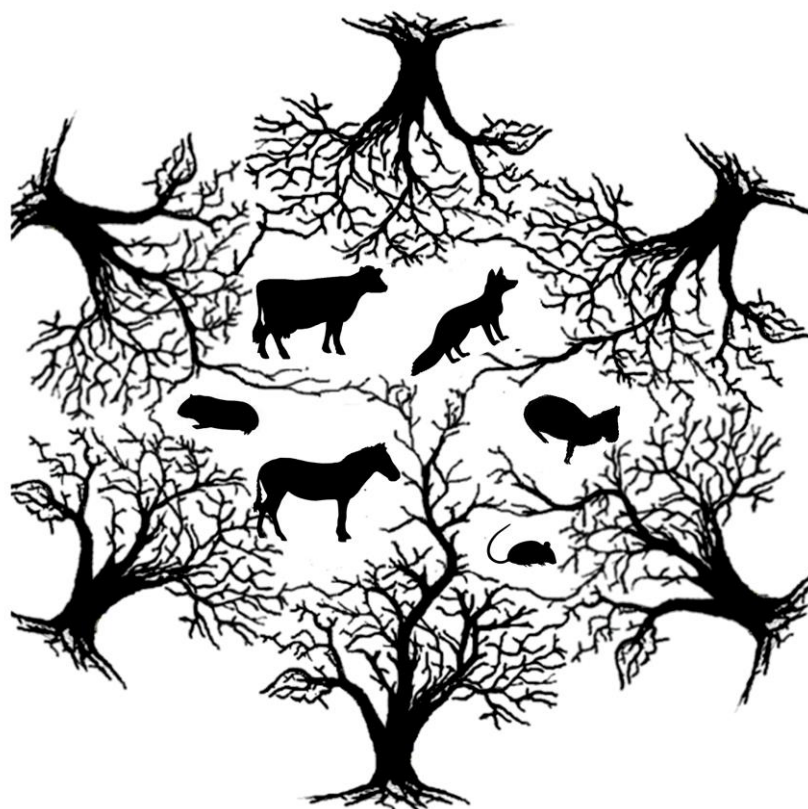


**Tesis Doctoral**

**Universidad Nacional de Cuyo, 2018**

**Las actividades antrópicas y sus efectos sobre funciones ecológicas: dispersión de semillas de *Prosopis flexuosa* DC. en tierras protegidas y con ganadería del Monte Central, Argentina**



Lic. María Florencia Miguel

Tesis Doctoral



Universidad Nacional de Cuyo  
Consejo de Administración Académica  
Programa de Postgrado en Biología  
PROBIOL

**Las actividades antrópicas y sus efectos sobre funciones  
ecológicas: dispersión de semillas de *Prosopis flexuosa* DC. en  
tierras protegidas y con ganadería del Monte Central, Argentina**

Lic. María Florencia Miguel  
Directora: Dra. Claudia Mónica Campos  
Co-directora: Dra. María Solana Tabeni

Mendoza, 2018

## Resumen

La dispersión de semillas es clave en el ciclo de vida de las plantas. Específicamente, la dispersión mediada por animales implica una primer Etapa de Interacción que involucra la visita a las plantas y la remoción de frutos y, una Etapa de Post-Interacción relacionada con la germinación de las semillas y el establecimiento de nuevos individuos. Las actividades humanas (tales como la agricultura, la tala de árboles y la caza de animales, entre otras) pueden afectar a la dispersión de semillas modificando el número de visitas y de frutos removidos por los animales (componente cuantitativo) y la distancia a la que las semillas son dispersadas. Comparando una situación de área protegida y campos con ganadería aledaños, en esta tesis propongo: determinar el efecto del uso de la tierra por ganadería sobre la dispersión de *Prosopis flexuosa* (algarrobo) por distintos grupos funcionales de mamíferos silvestres durante temporadas con menor y mayor disponibilidad de frutos; analizar el efecto de los bordes entre un área protegida y campos con ganadería sobre la abundancia de mamíferos pequeños (utilizando trampas de captura viva) y sobre la Etapa de Interacción de la dispersión de semillas del algarrobo y, evaluar el efecto del uso de la tierra y del contexto ecológico sobre la estructura de redes individuales de interacción. La estimación de las medidas de frugivoría se realizó mediante trampas cámara. Los mamíferos difieren en la intensidad y frecuencia de la interacción entre el área protegida y los campos con ganadería y también a través de los bordes que los separan. Los depredadores de semillas removieron más semillas en el área protegida y los dispersores en los sitios con ganadería. Además, la probabilidad de interacción entre los árboles y los frugívoros es explicada por variables ecológicas a diferentes escalas espaciales. Por lo tanto, las modificaciones en la estructura del hábitat generadas por el tipo de manejo antrópico afectan a las interacciones planta-frugívoros. Los estudios comparando diferentes manejos y sus límites con un enfoque funcional pueden ser utilizados para evaluar procesos ecológicos en el contexto de intensificación de disturbios antrópicos.

## Agradecimientos

Agradezco a las instituciones que financiaron mi tesis doctoral, CONICET, Agencia Nacional de Investigación Científica y Tecnológica y, Neotropical Grassland Conservancy (NGC). Gracias a NGC por otorgarme un subsidio para realizar tareas de campo y por el premio Christopher Miller 2018 por el artículo científico correspondiente al Capítulo IV de mi tesis (Miguel *et al.* 2018. Oikos).

Agradezco a IADIZA, CCT CONICET Mendoza, y a todas las personas que forman parte del Instituto, lugar donde realicé mis tareas diarias de investigación.

Gracias a mis directoras de tesis, Doctoras Claudia Campos y Solana Tabeni, por sus aportes y correcciones a mi trabajo, por incluirme en proyectos y por prestarme equipamiento para realizar los muestreos de campo de mi tesis.

Agradezco al Comité Tutorial de tesis, Dra. Fabiana Castellarini, Dr. Pedro Blendinger y Dr. Fernando Milesi por sus aportes, correcciones y comentarios durante todo el proceso de tesis. Gracias a los miembros del jurado por sus correcciones y sugerencias que mejoraron la versión final de mi tesis, Dr. Antonio Dalmasso, Dr. Marcos Karlin y Dr. José Sarasola. Gracias a PROBIOL, especialmente a Elisa, Mariana y Cecilia, y a la Universidad Nacional de Cuyo donde realicé el posgrado.

Como el camino que me condujo al doctorado comenzó hace varios años, quiero agradecer a quienes estuvieron en las primeras etapas de mi formación como Licenciada en Ciencias Biológicas. A la Universidad Nacional de La Pampa y sus docentes, lugar en donde realicé la carrera de grado. Y, agradecer especialmente al Dr. José L. Hierro, mi director de tesina, y a todo el grupo de trabajo, por su confianza y generosidad.

Quiero continuar agradeciendo a todas las personas que me ayudaron de diferentes maneras durante estos años en Mendoza. Gracias Moni Cona por tu ayuda tan importante en mirar las fotos de las trampas cámara y reconocer los animales, también por estar siempre presente y darme tu apoyo. A Vicky Tapia, por su simpatía y contención. A los choferes y acompañantes de campo Hugo DeBandi, Gualberto Salazar y Daniel Del Barrio. A los ayudantes de campo: Josefina Segura, Leonardo Scarpa, Sofía Papú, Silvina Velez, Carolina Moreno, Carolina Szymanski, Sebastián Mendoza, Flavia Lozano y Luciana Quiroga; su ayuda fue muy

importante para completar las campañas y coleccionar los datos. Gracias a los colegas que me han ayudado en estos años de tesis, especialmente a: Soledad Albanese, Pablo Cuello, Benjamín Bender, Flor Spirito, Hugo Marrero, Ale Serrano, Darío Soria, Cecilia Scoones, Agustín Abba, Paula Taraborelli y Ricardo Ojeda. Al Dr. Diego Vázquez, gracias por su generosidad académica y recibirme siempre que tuve una inquietud en mi trabajo.

Agradezco a los guardaparques de Ñacuñán y a los encargados y dueños de los campos aledaños a la Reserva donde realicé el trabajo de campo: Mayra y Emanuel (y Milena), “Pelado” Araya y Vero, Daniel, Sabina y Alexis, Roberto Carbonero y Lucas Merljak. Gracias por permitirnos pasar a trabajar. A la escuela “Nuestra Señora del Carmen de Cuyo”, a sus maestras, directivos y alumnos.

Este camino de formación me permitió conocer a un gran profesional y sobre todo a una gran persona, a quien tuve la gran dicha de conocer en un curso en Brasil y después durante una pasantía en su laboratorio, el Dr. Pedro Jordano. Agradezco sinceramente a Pedro por su generosidad diaria y por estar siempre dispuesto a responder mis inquietudes. Gracias también a todo el grupo que formaba parte del laboratorio mientras realicé la pasantía, Alfredo Valido, Miguel Jácome, Francisco “Paco” Rodríguez, Carine Emer, Irene Mendoza y Elena Quinteros. Gracias por ser tan generosos e integrarme desde el primer día, por dejarme participar de sus charlas, discusiones y seminarios.

Gracias a mis amigas y amigos de La Pampa, a los de Guatraché especialmente a Ren, Pau, Lore, Mara y a los demás, gracias por ese grupo tan divertido. A mis amigas y amigos de Santa Rosa, Tata, mi gran compañera de carrera y amiga, Pao, Fany y Mati, gracias por estar siempre y ser incondicionales. A Yani, Dani, Nadi, Milton y Marco. En Mendoza al grupo de “La mesita” con quienes compartimos horas de almuerzo y charlas. A los amigos/as que encontré en Mendoza, gracias por hacer más lindos mis días: Flor Spirito, Hugo Marrero, Ale Serrano, Belén Maldonado, Ana Mazzolari y Seba, Nadi Vicenzi, Tony Rivera, Fede Otero, Mica Santos, Emma Ruperto, Tomy Pedernera, Leo Peñalosa, Estefi Bottegal y Caro Martinez. En estos años tuve la dicha de compartir oficina con excelentes personas, gracias a todos: Hugo, Nati Schroeder, Ale, Andre Tarquino, Yas Bobadilla, Lean Velez y Gri Cavieres. Gracias a Andrés por acompañarme en gran parte de este proyecto y ser un apoyo muy importante durante esos años.

Finalmente, agradezco profundamente a mi familia, mi mamá, mis hermanas y Pedrito. Especialmente gracias Caro por las oportunidades que me diste de poder estudiar y construir una realidad mejor, porque sin oportunidades los proyectos son más difíciles de cumplir. Gracias a Fer quien hubiese estado en este momento, como siempre, un gran recuerdo. A Pedrito por sus risas y juegos, y por darme la alegría y el amor inmensos de sobrino.

# Índice

|                      |    |
|----------------------|----|
| Resumen.....         | i  |
| Agradecimientos..... | ii |
| Índice.....          | v  |

## Capítulo I

|  |    |
|--|----|
| Introducción general.....  | 1  |
| 1.1 El proceso ecológico de la dispersión de semillas.....                             | 1  |
| 1.2 Recompensa para los animales: endozoocoria y almacenamiento.....                   | 3  |
| 1.3 Marco conceptual de la Efectividad de la dispersión de semillas.....               | 4  |
| 1.4 Factores ecológicos en la interacción de dispersión de semillas.....               | 9  |
| 1.5 Usos antrópicos de la tierra: sus efectos sobre procesos ecológicos.....           | 10 |
| 1.6 Objetivos e Hipótesis de la Tesis.....   | 14 |
| 1.7 Materiales y métodos generales.....  | 16 |
| 1.7.1 Descripción de los sitios de estudio.....  | 16 |
| 1.7.2 Descripción de la especie de planta de estudio: <i>Prosopis flexuosa</i> DC..... | 19 |
| 1.7.3 Especies de mamíferos consumidores de frutos de <i>Prosopis flexuosa</i> .....   | 21 |
| 1.7.4 Diseño de muestreo.....  | 24 |
| 1.7.4.1 Selección de árboles de <i>Prosopis flexuosa</i> D.C.....                      | 24 |
| 1.7.4.2 Experimento de interacción entre <i>Prosopis flexuosa</i> y mamíferos.....     | 26 |
| 1.7.4.3 Caracterización ambiental.....   | 28 |

## Capítulo II

|   |    |
|---|----|
| Remoción de semillas de <i>Prosopis flexuosa</i> DC. por diferentes grupos<br>funcionales de mamíferos en un ambiente protegido y pastoreado del Monte<br>Central, Argentina..... | 32 |
| 2.1 Resumen.....  | 33 |

|   |    |
|---|----|
| 2.2 Introducción.....   | 34 |
| 2.3 Materiales y métodos.....                                   | 36 |
| 2.3.1 <i>Caracterización de la estructura del hábitat</i> ..... | 36 |
| 2.3.2 <i>Experimento de remoción de semillas</i> .....          | 36 |
| 2.3.3 <i>Análisis estadístico de los datos</i> .....            | 37 |
| 2.4 Resultados.....   | 39 |
| 2.5 Discusión.....  | 43 |

### **Capítulo III**

Interacción planta-frugívoros entre bosques protegidos y

|  |    |
|--|----|
| pastoreados.....   | 47 |
| 3.1 Resumen.....   | 48 |
| 3.2 Introducción.....  | 49 |
| 3.3 Materiales y métodos.....  | 52 |
| 3.3.1 <i>Diseño experimental: trampas Sherman y trampas cámara</i> ..... | 52 |
| 3.3.2 <i>Estructura del hábitat</i> .....                                | 55 |
| 3.3.3 <i>Análisis estadístico de los datos</i> .....                     | 56 |
| 3.4 Resultados.....  | 58 |
| 3.5 Discusión.....   | 69 |

### **Capítulo IV**

Efectos contexto- dependientes y antrópicos sobre redes individuales de

|  |    |
|--|----|
| interacción planta- frugívoros.....                          | 74 |
| 4.1 Resumen.....   | 75 |
| 4.2 Introducción.....  | 76 |
| 4.3 Materiales y métodos.....                                | 78 |
| 4.3.1 <i>Interacciones planta-frugívoros</i> .....           | 78 |
| 4.3.2 <i>Variables de las plantas</i> .....                  | 79 |
| 4.3.3 <i>Análisis estadístico de los datos</i> .....         | 79 |
| 4.3.3.1 <i>Análisis de redes basadas en individuos</i> ..... | 79 |



|   |     |
|---|-----|
| 4.3.3.2 Visitas de los frugívoros a las plantas.....  | 81  |
| 4.3.3.3 Correlatos ecológicos de las redes individuales.....  | 82  |
| 4.4 Resultados.....   | 83  |
| 4.4.1 Redes de interacción <i>Prosopis</i> -frugívoros en diferentes usos de la<br>tierra.....            | 83  |
| 4.4.2 Variables ecológicas de las visitas de los frugívoros a los árboles.....                            | 89  |
| 4.4.3 Correlatos de rasgos individuales de <i>Prosopis</i> y patrones de<br>interacción.....              | 91  |
| 4.5 Discusión.....  | 94  |
| 4.5.1 Redes de interacción en diferentes usos de la tierra.....   | 94  |
| 4.5.2 Dependencia del contexto de las visitas de los frugívoros a los<br>árboles.....                     | 97  |
| 4.5.3 Correlatos ecológicos subyacentes a las redes de interacción.....                                   | 98  |
| 4.6 Conclusiones.....   | 100 |
| <b>Capítulo V</b>   |     |
| Discusión general.....  | 101 |
| 5.1 Metodologías de muestreo utilizadas.....  | 102 |
| 5.2 Animales frugívoros relacionados con <i>P. flexuosa</i> .....   | 104 |
| 5.3 Efecto de los usos de la tierra sobre la dispersión de semillas de <i>P.</i><br><i>flexuosa</i> ..... | 106 |
| 5.4 Implicancias finales.....   | 109 |
| 5.5 Futuros lineamientos.....   | 110 |
| Bibliografía general.....   | 112 |
| Anexo 1: Fotos de las trampas cámara.....   | 135 |
| Anexo 2: Glosario.....  | 144 |
| Anexo 3: Tabla A 4.5.....   | 149 |

## Índice de figuras

|                 |    |
|-----------------|----|
| Figura 1.1..... | 7  |
| Figura 1.2..... | 8  |
| Figura 1.3..... | 18 |
| Figura 1.4..... | 20 |
| Figura 1.5..... | 20 |
| Figura 1.6..... | 25 |
| Figura 1.7..... | 28 |
| Figura 1.8..... | 31 |
| Figura 2.1..... | 42 |
| Figura 3.1..... | 54 |
| Figura 3.2..... | 55 |
| Figura 3.3..... | 61 |
| Figura 3.4..... | 63 |
| Figura 3.5..... | 66 |
| Figura 3.6..... | 68 |
| Figura 4.1..... | 85 |
| Figura 4.2..... | 88 |

## Índice de tablas

|                |    |
|----------------|----|
| Tabla 1.1..... | 17 |
| Tabla 2.1..... | 40 |
| Tabla 2.2..... | 40 |
| Tabla 2.3..... | 41 |
| Tabla 2.4..... | 41 |
| Tabla 3.1..... | 60 |
| Tabla 3.2..... | 62 |
| Tabla 3.3..... | 64 |
| Tabla 3.4..... | 65 |
| Tabla 3.5..... | 67 |
| Tabla 4.1..... | 86 |
| Tabla 4.2..... | 87 |
| Tabla 4.3..... | 90 |
| Tabla 4.4..... | 93 |

## Capítulo I

### Introducción general

#### 1.1 El proceso ecológico de la dispersión de semillas

La dispersión de semillas es un proceso clave en el ciclo de vida de las plantas debido a que permite la persistencia local de las poblaciones y la migración de las especies de plantas en respuesta a cambios globales de usos de la tierra y climático (Howe 2016). Este proceso representa el mecanismo natural mediante el cual las semillas se mueven en el espacio y constituye una estrategia favorable en respuesta a ambientes altamente variables en el espacio y en el tiempo (Howe y Miriti 2004; Siewert y Tielbörger 2010). El movimiento de las semillas implica beneficios para las plantas, los cuales han sido explicados principalmente a partir de tres hipótesis (Janzen 1970; Connel 1971). La primera hipótesis plantea que la dispersión de las semillas facilita que los nuevos individuos se alejen del entorno materno (hipótesis del escape; Janzen 1970), lo cual le permite a las nuevas plantas evitar la competencia intraespecífica como así también escapar de depredadores y patógenos que pueden ser más abundantes en un área con mayor densidad de plantas. La segunda hipótesis se refiere a la posibilidad de que los nuevos individuos exploren áreas vacantes (hipótesis de la colonización; Howe y Smallwood 1982), es decir, la dispersión de semillas permite a las plantas expandir su área de distribución hacia sitios más distantes (Forget *et al.* 2001; Jordano *et al.* 2011). Finalmente, la tercera hipótesis, plantea que en algunas circunstancias y ante determinadas interacciones (por ejemplo la dispersión mediante hormigas), las semillas pueden ser dispersadas hacia sitios aptos para su germinación y para el establecimiento de las plántulas (hipótesis de la dispersión dirigida; Howe y Smallwood 1982).

La dispersión de las semillas puede ocurrir a través de diversos mecanismos y mediante agentes abióticos y bióticos (van der Pijl 1982; Willson y Traveset 2000). Entre los primeros se encuentran la dispersión mediada por agua y viento, y la dispersión balística que ocurre en algunas familias de plantas (por ejemplo, Violaceae y Hamamelidaceae), en las cuales sus frutos se abren con fuerza y las semillas salen expulsadas de los mismos (Howe y

Smallwood 1982). En cambio, la dispersión por agentes bióticos implica la interacción entre las plantas y los animales que dispersan sus semillas.

Específicamente, los mecanismos principales por los cuales los vertebrados dispersan semillas son:

1. Almacenamiento disperso o imperfecto (*scatter- hoarding*): es un tipo de dispersión que ocurre cuando algunos animales que se alimentan de las semillas las alejan de la planta madre y las almacenan en cúmulos para consumirlas posteriormente. En el tiempo que transcurre entre el almacenamiento y el consumo, algunas semillas pueden accidentalmente escapar de ser consumidas, lo cual convierte a los animales en dispersores eventuales (Herrera y Pellmyr 2002). También, en ocasiones esos cúmulos de semillas pueden no ser recuperados por los animales, incrementando la probabilidad de germinación y por ende de dispersión de las semillas (Vander Wall y Beck 2012).

2. En los siguientes mecanismos de dispersión los animales no persiguen el consumo intencional de las semillas, entonces la dispersión puede suceder mediante dos acciones principales.

2.1 Dispersión externa de las semillas (exozoocoria): en este caso las semillas o los frutos se adhieren accidentalmente mediante estructuras especiales (como por ejemplo ganchos o cubiertas rugosas) al pelaje de los animales luego de su contacto fortuito con la planta adulta, con la consecuente dispersión de las semillas (Willson y Traveset 2000).

2.2 Dispersión interna de las semillas (endozoocoria): las semillas ingresan accidentalmente al sistema digestivo de los animales cuando éstos consumen los frutos y son transportadas en el interior del tracto digestivo para luego ser defecadas o regurgitadas (Howe 1986). Este es el tipo de dispersión más común en plantas que producen “frutos carnosos” (como por ejemplo drupas; Herrera y Pellmyr 2002).

Existe otra estrategia de almacenamiento de semillas que se denomina almacenamiento concentrado (*larder- hoarding*) en la cual los animales reúnen una gran cantidad de semillas en un único sitio, generalmente dentro de sus madrigueras. Sin embargo, esta estrategia tiene como resultado la depredación de las semillas o la deposición en condiciones no aptas para su germinación, por lo cual el proceso no se considera como una forma de dispersión de semillas (Vander Wall y Beck 2012). Entonces, la dispersión de

semillas por endozoocoria y por almacenamiento disperso son consideradas interacciones de tipo mutualista (Bronstein 2015) debido a que ambas partes intervinientes se benefician en el proceso (Vander Wall y Beck 2012). Por un lado, los animales obtienen nutrientes y energía de los frutos y las semillas (Jordano 1987) y, por el otro lado, las plantas se benefician por el traslado de sus semillas (hipótesis del escape, de la colonización y de la dispersión dirigida; Janzen 1970; Connel 1971; Howe y Smallwood 1982).

## 1.2 Recompensa para los animales: endozoocoria y almacenamiento

El consumo de los frutos representa para los animales la incorporación de un recurso alimenticio, por lo tanto, la dispersión de las semillas es una consecuencia eventual de la interacción entre un animal móvil y una planta inmóvil (Jordano *et al.* 2011). Para la mayoría de las especies de vertebrados que se alimentan de frutos, éstos no representan un recurso alimenticio exclusivo, sino que los animales complementan su dieta con el consumo de otros ítems, como animales (por ejemplo, insectos), hojas, semillas etc. (Jordano 2000). Por lo tanto, el consumo de frutos puede ser obligatorio o esporádico según los animales tengan o no una dieta basada totalmente en frutos (Jordano 2000).

En el caso de los frutos carnosos (y de semillas ariladas), los componentes químicos de la pulpa (tejidos nutritivos de origen materno que rodean a las semillas; Jordano 2000; Vander Wall y Beck 2012), así como también el color y el tamaño de los frutos y de las semillas, son características que influyen en su remoción por los animales (Herrera 1987; Jordano 1995, 2000; Pizo 2002; Lomáscolo y Schaefer 2010; Galetti *et al.* 2011). La pulpa de los frutos está compuesta principalmente por agua y carbohidratos, acompañados por lípidos, proteínas, vitaminas y minerales (White 1989). La pulpa también puede contener compuestos secundarios (por ejemplo, alcaloides, terpenos, ligninas y aceites esenciales), los cuales son definidos como componentes químicos que no tienen funciones fisiológicas definidas en las plantas que los producen (Cipollini y Levey 1997). La relación entre el contenido de estos compuestos secundarios en la pulpa de los frutos y la actividad de los animales frugívoros (animales que consumen frutos y dispersan semillas, Jordano *et al.* 2011) se ha explicado a través de diferentes hipótesis: los componentes secundarios atraen a especies frugívoras (van der Pijl 1969); inhiben la germinación de las semillas (Cipollini y Levey 1997); inducen a los

frugívoros a abandonar tempranamente la planta con frutos durante un determinado tiempo de forrajeo (Sorensen 1983); afectan el tiempo de tránsito de las semillas por el tracto digestivo de los animales (Murray *et al.* 1994) y, representan un compromiso entre la defensa de las plantas ante patógenos y la palatabilidad para los dispersores (Herrera 1982; Cazetta *et al.* 2008). En un sentido general, los frugívoros consumen más las pulpas con mayor cantidad de nutrientes y menor contenido de componentes secundarios (Schaefer *et al.* 2003; Cazetta *et al.* 2008).

En el caso de los frutos secos, es decir aquellos que no tienen una pulpa rica en nutrientes y agua, la recompensa para los animales son las propias semillas y los nutrientes que éstas contienen (Vander Wall y Beck 2012). La dispersión de las semillas contenidas en los frutos secos (como por ejemplo nueces) suele ocurrir cuando los animales las almacenan en cúmulos en el suelo para su consumo posterior (almacenamiento disperso; Brodin 2010) y puede resultar en la dispersión de las semillas cuando las mismas no son recuperadas por los animales (Vander Wall y Beck 2012). A diferencia de lo que ocurre con las pulpas de los frutos carnosos, los nutrientes contenidos en las semillas de los frutos secos tienen funciones que se relacionan tanto con la atracción de animales dispersores como con el establecimiento y crecimiento de las plántulas (Vander Wall y Beck 2012). La producción de frutos secos es más común en ambientes áridos y semiáridos del mundo en comparación con ambientes tropicales, lo cual se explica como una adaptación al ahorro de agua por parte de las plantas (Beck y Vander Wall 2010).

### 1.3 Marco conceptual de la efectividad de la dispersión de semillas

El estudio de las interacciones mutualistas puede ser abordado desde ambas especies que intervienen en la interacción, es decir, en el caso de la dispersión de semillas por animales, desde el punto de vista de las plantas y de los animales (Herrera y Jordano 1981). De esta manera, estudiando el sistema de dispersión desde una perspectiva fitocéntrica (centrada en las plantas), se propone evaluar la contribución de cada especie de dispersor y las características de éstos que contribuyen a la dispersión efectiva de las semillas (Schupp 1993). Si el estudio del sistema de dispersión está enfocado desde los animales, se plantea evaluar el valor nutricional que las especies de plantas les aportan y las características que incrementan su

consumo por los animales (Schupp *et al.* 2017). En otras palabras, el abordaje del sistema de dispersión puede ser, por un lado estudiar la dependencia de una especie de planta a una o a un conjunto de especies de animales para la dispersión de sus semillas y, por el otro lado, la dependencia de una especie animal hacia los frutos que conforman un ítem nutricional en su dieta (Herrera y Jordano 1981).

Con el objetivo de clarificar conceptos y unificar criterios, Schupp y colaboradores (1993, 2010 y 2017) propusieron un marco conceptual que permite cuantificar los beneficios recíprocos obtenidos de la interacción mutualista, es decir, cuán beneficiosa es la interacción para las plantas y para los animales. El término “Efectividad del dispersor” fue desarrollado con el objetivo de estimar la contribución que cada dispersor hace a la reproducción de una especie de planta (Reid 1989). Es decir, el concepto de efectividad fue planteado desde el punto de vista de las especies animales, considerando como resultado final y medida empírica el número de plantas adultas que se originan por la actividad de un dispersor (Schupp 1993). Sin embargo, el concepto anterior fue ampliado al de “Efectividad de la dispersión de semillas” (SDE, Seed Dispersal Effectiveness), el cual incluye a los efectos de diferentes agentes de dispersión sobre la dispersión de las semillas y también a la contribución en la dispersión que una población de planta recibe de sus dispersores (Schupp *et al.* 2010). Por lo tanto, este último término es más inclusivo que el de efectividad del dispersor, ya que permite evaluar la efectividad total del proceso, es decir, desde el punto de vista de los dispersores y también de las plantas. Por otro lado, si bien este marco teórico ha sido inicialmente propuesto para evaluar la dispersión por animales y principalmente mediante endozoocoria, los autores plantean que puede ser adaptado a otras formas de dispersión, como por ejemplo a la dispersión de semillas por viento (Schupp *et al.* 2010).

Empíricamente, la efectividad de la dispersión considera componentes cuantitativos y cualitativos (Schupp *et al.* 2010), en donde el componente cuantitativo incluye el número de visitas que un dispersor realiza a una planta con frutos y el número de semillas dispersadas por visita. Como el número de visitas está principalmente influenciado por la abundancia de las poblaciones y por la dieta de los dispersores (Schupp 1993), es esperable que poblaciones de animales más abundantes visiten más a las plantas que poblaciones menos abundantes (Herrera y Jordano 1981; Schupp *et al.* 2010). Por otro lado, es esperable que las especies totalmente frugívoras visiten más a las plantas que aquellas especies que ocasionalmente consumen frutos (Schupp 1993). Sumado a esto, existen factores extrínsecos e intrínsecos relacionados al ambiente y a las plantas que producen variaciones espaciales y temporales en



el componente cuantitativo de la dispersión de semillas, por ejemplo, el vecindario de plantas fructíferas, la estructura del hábitat y la cantidad de frutos producidos (García *et al.* 2001). En cuanto al componente cualitativo, este término se refiere al tratamiento que reciben las semillas al pasar por el tracto digestivo de los animales dispersores (desde la boca al intestino) y también a la calidad de los sitios donde las semillas son depositadas (Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010).

Recientemente se ha propuesto ampliar el marco conceptual de la efectividad a otros tipos de interacciones mutualistas, como la polinización y la formación de micorrizas (Schupp *et al.* 2017). Además, se han descrito dos etapas en el proceso de dispersión por animales, conformadas por variables biológicas y cuantificables. La primer **Etapas de Dispersión o Etapas de Interacción** tiene efectos inmediatos, es decir, involucra el contacto directo entre plantas y frugívoros y comprende la visita de los animales a las plantas y la remoción de los frutos desde la planta madre. La segunda **Etapas de Post-Interacción** con efectos no inmediatos o retrasados en el tiempo, incluye la germinación de las semillas y el establecimiento de nuevos individuos (Figura 1.1.; Jordano y Schupp 2000; Schupp *et al.* 2017). En esta segunda etapa, los patrones de movimiento y los lugares de deposición de las semillas por los animales influyen en la distancia a la que una semilla puede ser dispersada desde la planta madre y en la densidad local de semillas que llegan a un sitio (Loiselle 1990; García *et al.* 2007). Una vez que una semilla dispersada germina, el establecimiento de las plántulas y la supervivencia y el crecimiento de los juveniles dependerán de los factores abióticos y bióticos que modulan las características del microhábitat donde la semilla fue depositada (Harper 1977; Schupp 2007). En este último punto, es importante considerar que los requerimientos de microhábitat de una semilla para germinar pueden ser diferentes a los requeridos para el establecimiento de la plántula, lo que se conoce como conflictos en las etapas de vida (Schupp 1995, 2007).

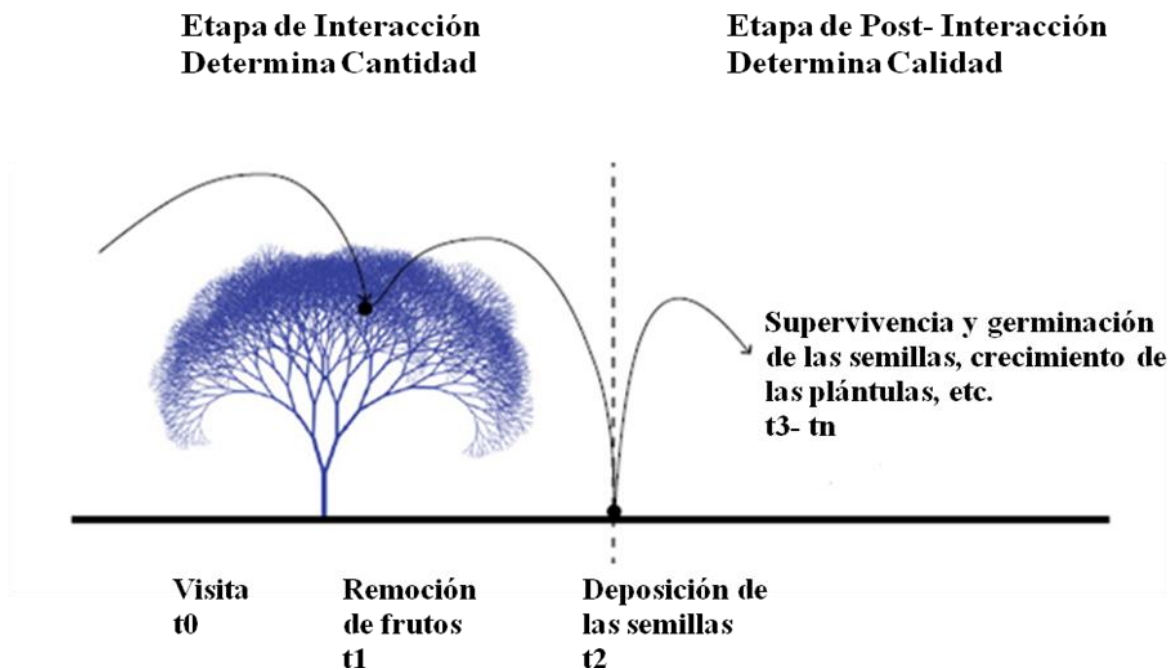


Figura 1.1. Etapas del proceso de dispersión de semillas mediado por animales. La primer Etapa de Dispersión o de Interacción incluye variables que representan cantidad: visitas de los animales a la planta con frutos ( $t_0$ ) y remoción de frutos ( $t_1$ ). Luego de la deposición de las semillas ( $t_2$ ), sucede la segunda Etapa de Post- Interacción que determina variables de calidad del proceso. Estas variables incluyen la supervivencia y germinación de las semillas, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas, por lo tanto, son variables asociadas al reclutamiento de nuevos individuos ( $t_3$  hasta  $t_n$ ). Figura adaptada de Schupp, Jordano y Gómez (2017).

Para concluir, el proceso de dispersión de semillas es eficiente cuando resulta en el establecimiento de nuevos individuos (Wang y Smith 2002; Schupp *et al.* 2010), es decir, abarca desde la producción de frutos y semillas hasta el reclutamiento de una nueva planta adulta. A continuación se incluye un esquema conceptual (Figura 1.2) que representa y reúne los términos revisados hasta aquí sobre el ciclo de dispersión de semillas mediado por animales:

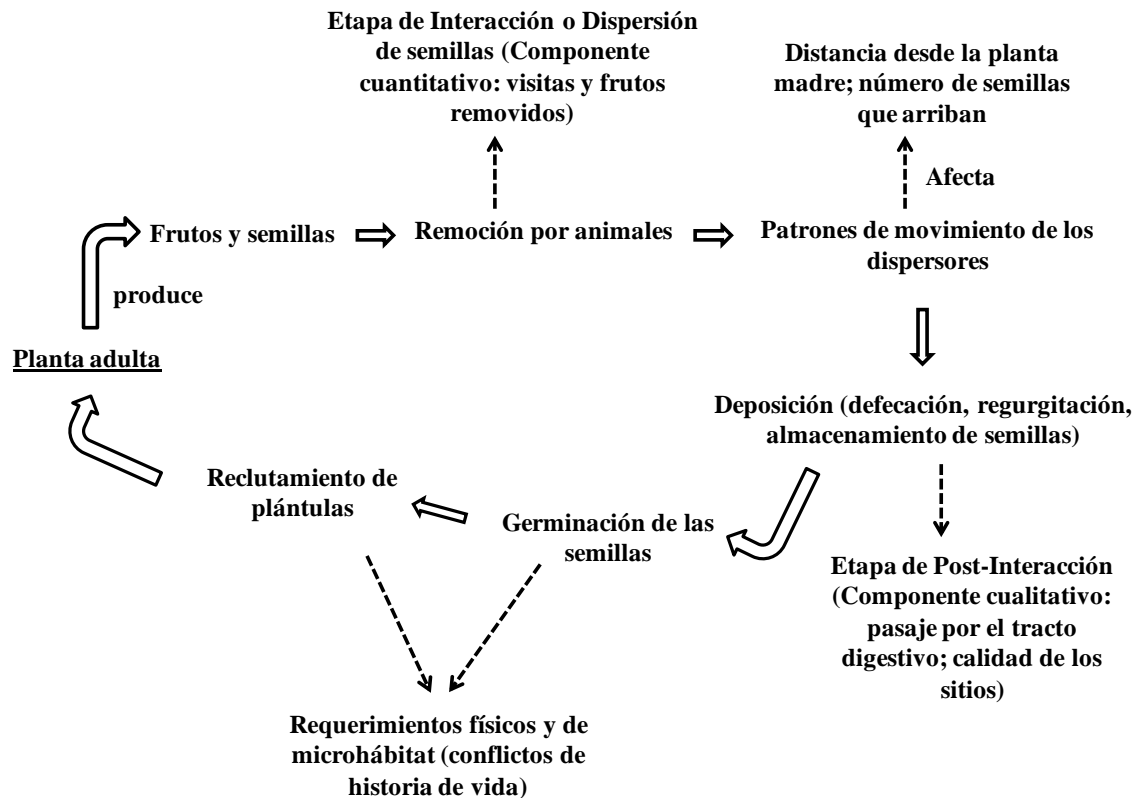


Figura 1.2. Ciclo de dispersión de semillas mediado por animales. El ciclo comienza con la producción de frutos y semillas por una planta adulta y la remoción de los frutos por especies de frugívoros (Etapa de Interacción o Dispersión de semillas). El movimiento de los animales y el sitio de deposición de las semillas (Etapa de Post- Interacción) determinan el microhábitat de germinación de las semillas y de posterior reclutamiento de las plántulas. Si la calidad del sitio es adecuada, las plántulas se convertirán en nuevas plantas adultas completando así el ciclo de dispersión de semillas. Figura adaptada de Wang y Smith (2002).

El efecto inmediato de la actividad de los animales frugívoros es la remoción de los frutos desde una planta madre, lo que puede o no resultar en la dispersión de las semillas (Jordano y Schupp 2000). Generalmente, la remoción de frutos por parte de un “dispersor legítimo” (es decir, que consumen los frutos enteros y depositan semillas viables; Herrera 1989; Bustamante *et al.* 1992) conducirá a la dispersión exitosa de las semillas. En cambio, si la remoción de frutos ocurre por una especie depredadora de semillas, es más probable que conduzca a la pérdida de las semillas (Jordano y Schupp 2000). Sin embargo, las especies consideradas como “dispersores legítimos” pueden dañar a las semillas en su pasaje por el tracto digestivo, como así también las especies que depredan semillas pueden eventualmente

dispersar alguna semilla viable (Schupp 1993). Siguiendo con las etapas de la dispersión de semillas, a los animales dispersores se los considera “eficientes” si depositan las semillas en sitios adecuados para su supervivencia y germinación (Reid 1989), y “efectivos”, si nuevas plántulas son producidas por la acción de dispersión de esos animales (Reid 1989).

Debido a que la dispersión mediada por animales comprende una secuencia de pasos y de procesos intermedios entre la producción de frutos y el establecimiento de plantas adultas, y por ende influye sobre la disponibilidad de frutos en la futura generación de plantas, es importante examinar cada uno de esos procesos para lograr un mejor entendimiento del efecto de la dispersión sobre la estructura de la vegetación (Wang y Smith 2002). Si se considera a la dispersión de semillas en la dirección que sucede en la naturaleza, la visita de los animales a las plantas y la remoción de los frutos representan los primeros pasos que componen el ciclo de dispersión (Wang y Smith 2002). Por lo tanto, los objetivos y preguntas de esta Tesis se centran en el estudio de la Etapa de Interacción evaluando el componente cuantitativo del proceso de dispersión de semillas (Schupp *et al.* 2017) de una especie de árbol nativo de la Provincia Fitogeográfica del Monte de Argentina: *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce).

## 1.4 Factores ecológicos en la interacción de dispersión de semillas

Las interacciones mutualistas de dispersión de semillas y de polinización son altamente dependientes del contexto biótico y abiótico en el cual ocurren (Thompson 1988; Agrawal *et al.* 2007), es decir, la intensidad y el resultado neto de las interacciones pueden variar de acuerdo al contexto particular en el que tienen lugar (Chamberlain *et al.* 2014). Esta característica de la dispersión de semillas se debe principalmente a que involucra interacciones generalizadas entre especies, es decir, es un tipo de mutualismo poco especializado (Schleuning *et al.* 2012; Perea *et al.* 2013). En otras palabras, las interacciones generalmente ocurren entre plantas y frugívoros oportunistas y menos con frugívoros especialistas (Bronstein 2015). Por lo tanto, la interacción entre las plantas con frutos y los animales que los consumen está influenciada por diversos factores ecológicos. Además del contexto espacial, existe un factor temporal en la estructuración de los mutualismos (Valverde *et al.* 2016), el cual supone que las interacciones entre las plantas y los frugívoros varían entre

años (Herrera 1998). A este marco teórico se lo denomina dependencia del contexto espacio-temporal de las interacciones (Chamberlain *et al.* 2014).

Entre los factores ecológicos que influyen en la probabilidad de interacción entre las plantas y los animales frugívoros algunos tienen que ver con características de las propias plantas (factores intrínsecos), mientras que otros se relacionan con variables externas a las plantas (factores extrínsecos; Jordano y Schupp 2000). Algunos ejemplos de los dos tipos de factores son: el tamaño de cosecha o producción anual de frutos (Herrera 1998; Blendinger y Villegas 2010); el tamaño de las plantas (Carlo *et al.* 2007); la composición química en relación a la fenología de las plantas (Ammar *et al.* 2004; Sanon *et al.* 2008); la densidad del vecindario intra e interespecífico de las plantas con frutos (Carlo 2005; Blendinger y Villegas 2011); las fluctuaciones en la abundancia de las poblaciones de los animales frugívoros (Herrera 1998) y la estructura del hábitat en torno a las plantas con frutos (Herrera y Jordano 1981; García *et al.* 2001).

El estudio de las interacciones mutualistas surge mediante análisis a nivel de comunidades (Bascompte y Jordano 2014). No obstante, recientemente ha habido un creciente interés en evaluar las interacciones mutualistas a nivel individual de las plantas (Olesen *et al.* 2007; Dupont *et al.* 2010; Tur *et al.* 2014; Valverde *et al.* 2016; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2017) y de los animales (Bosch *et al.* 2009; Cantor *et al.* 2013). Este interés radica principalmente en que la heterogeneidad de rasgos entre los individuos de una población comprende el material básico y la variación necesaria para que actúe la selección natural (Bolnick *et al.* 2011). Además, esta variación interindividual puede afectar a procesos que ocurren a nivel poblacional y de comunidad (Gómez y Perfectti 2012). Específicamente, la dependencia del contexto en las interacciones entre plantas y frugívoros será abordado con objetivos e hipótesis específicos en el Capítulo IV de esta Tesis (página 75).

## 1.5 Usos antrópicos de la tierra: sus efectos sobre procesos ecológicos

Considerando el contexto mundial de intensificación de disturbios antrópicos (cambios en el uso de la tierra, introducción de especies exóticas y expansión agrícola, entre otros), es ampliamente reconocido que ciertas actividades humanas afectan la diversidad y abundancia de las especies (Sala *et al.* 2000; Tabeni y Ojeda 2005; Dirzo *et al.* 2014; Oliveira *et al.* 2017). No obstante, un aspecto no tan visible de la crisis de biodiversidad es la pérdida de interacciones ecológicas (Janzen 1974; Valiente-Banuet *et al.* 2014). Por ejemplo, la pérdida

de especies por acciones humanas, como la cacería de animales, produce la extinción de interacciones ecológicas en las cuales esas especies participan, lo cual puede suceder incluso antes de la extinción local de una población (Valiente-Banuet *et al.* 2014). En este contexto, el número de investigaciones científicas que evalúan cómo las perturbaciones humanas afectan a las interacciones entre especies ha aumentado en los últimos años (por ejemplo Ochoa 2000; Wright *et al.* 2000; Forget y Cuijpers 2008; Tylianakis *et al.* 2008; Markl *et al.* 2012; Aliyu *et al.* 2014; Valiente-Banuet *et al.* 2014; Galetti *et al.* 2015a, b).

La importancia de conocer los efectos de los disturbios antrópicos sobre la dispersión de semillas radica principalmente en que es el mecanismo inicial que permite la regeneración natural de las poblaciones de plantas, influyendo en la demografía, estructura genética y distribución espacial de las futuras generaciones de plantas (Janzen 1970; Nathan y Muller-Landau 2000; Jordano *et al.* 2007). De esta manera, principalmente en ambientes tropicales donde el número de animales frugívoros y de plantas dispersadas por animales es mayor que en otros biomas (Howe y Smallwood 1982; Forget *et al.* 2001), se comenzó a evaluar el efecto de las actividades humanas sobre el proceso de dispersión de semillas por mamíferos (Schupp 1990; Galetti y Dirzo 2013; Jorge *et al.* 2013; Mendes *et al.* 2015). Estos estudios han evaluado el efecto de la fragmentación del hábitat (Farwig *et al.* 2006, 2017; Markl *et al.* 2012; Aliyu *et al.* 2014), la defaunación (es decir, la pérdida de poblaciones de mamíferos de gran tamaño; Guimarães *et al.* 2008; Galetti y Dirzo 2013; Dirzo *et al.* 2014; Galetti *et al.* 2015a, b) y la tala selectiva (Guariguata *et al.* 2000; Ochoa 2000; Forget *et al.* 2001; Forget y Cuijpers 2008; Markl *et al.* 2012) sobre el proceso de dispersión de semillas por animales. Debido a que los disturbios humanos afectan a las poblaciones animales, el papel funcional de las diferentes especies en la dispersión de semillas también puede verse afectado (Morán-López *et al.* 2015). Específicamente, el efecto de las actividades antrópicas puede manifestarse en alguno de los componentes del proceso de dispersión, es decir, en el número de visitas a las plantas y de frutos removidos por los animales y en la distancia a la que las semillas son dispersadas (Markl *et al.* 2012). Por ejemplo, la presión de caza y la fragmentación del hábitat afectan la dispersión de plantas de semillas grandes que son principalmente dispersadas por los mamíferos de mayor tamaño corporal, los cuales a su vez son los más comprometidos por las presiones antrópicas (Dirzo *et al.* 2007; Beckman y Muller-Landau 2007; Guimarães *et al.* 2008). De esta manera, la disminución o extirpación local de los animales dispersores provoca una disminución en la dispersión de semillas, debido a una menor remoción de frutos y a la disminución en la distancia a la que las semillas

son dispersadas (Asquith *et al.* 1997; Guariguata *et al.* 2002), y un aumento en la actividad de especies depredadoras, como roedores pequeños, cuyas densidades poblacionales aumentan al disminuir las poblaciones de mamíferos de gran porte (Galetti *et al.* 2015b).

El mantenimiento de la conectividad en ambientes heterogéneos resulta ser una preocupación creciente para la conservación de la biodiversidad y de sus funciones asociadas. En este sentido, es crucial el sostenimiento de las interacciones entre especies y de los servicios ecosistémicos a través de los bordes o límites entre parches del paisaje con diferentes manejos de la tierra (Defries *et al.* 2007). Los bordes a escala de paisaje son definidos como las zonas de contacto que surgen cuando áreas espacialmente heterogéneas están subdivididas en parches (Cadenasso *et al.* 2003). A su vez, el concepto de parche hace referencia a un área que se distingue por variables estructurales o funcionales de otras áreas adyacentes (Cadenasso *et al.* 2003). Un aspecto muy importante a considerar en la estructura del paisaje es la existencia de flujos de materiales y energía entre los diferentes parches y a través de sus límites (Lundberg y Moberg 2003). Y en este punto surge el concepto de conectividad ecológica, cuya implementación se ha convertido en un desafío para promover la conservación de especies y de procesos ecológicos en paisajes fragmentados por diferentes usos de la tierra (Mayer *et al.* 2016). La conectividad incluye componentes espaciales y de funcionamiento del paisaje (Okin *et al.* 2015; Wiens 2009). Específicamente, la conectividad estructural hace referencia a la estructura espacial de los paisajes y es independiente de los atributos de las especies de estudio (Rudnick *et al.* 2012). En tanto que, la conectividad funcional se refiere a los requerimientos de los organismos que se mueven entre los parches del paisaje y a la medida en que los fragmentos del paisaje facilitan o impiden el movimiento de los organismos entre parches de recursos (Tischendorf y Fahrig 2000; FitzGibbon *et al.* 2007).

Los animales que se mueven entre diferentes parches de hábitat pueden actuar como organismos móviles o conectores del paisaje (Lundberg y Moberg 2003) a través de la dispersión de semillas, es decir, moviendo genes entre distintas áreas del paisaje (Cadenasso y Pickett 2000; González-Varo *et al.* 2017). Estos eventos de dispersión a larga distancia tienen impactos a escalas grandes (regional y global) permitiendo la expansión espacial y la colonización de nuevas áreas por las especies de plantas (Nathan *et al.* 2003). Así, el movimiento de animales transportando genes (semillas) entre sitios y/o entre poblaciones de plantas puede influir sobre la dinámica de las metapoblaciones, contribuir al flujo génico y por lo tanto impactar en la estructura genética de las poblaciones y en la biodiversidad de las

comunidades (Nathan *et al.* 2003). Por lo tanto, la intensificación en los usos de la tierra y la falta de conectividad entre los hábitats pueden impactar sobre el grado de movimiento de los animales (Wiens 2009; Cooney *et al.* 2015) y, en última instancia, afectar la dispersión de semillas a largas distancias (Correa Cortes y Uriarte 2012).

Debido a que el movimiento de los animales entre parches ocurre a través de los bordes, las características de los mismos pueden afectar de manera distinta a las especies y, por consiguiente, a la dinámica de las interacciones ecológicas (Cadenasso y Pickett 2001). Estos bordes o zonas de contacto pueden establecerse por ejemplo entre áreas protegidas y la matriz circundante sometida a diferentes usos, pensando que las áreas protegidas surgieron como una estrategia para conservar la biodiversidad y disminuir el impacto de los disturbios humanos (por ejemplo, caza, tala de árboles y asentamientos ganaderos) que ocurren fuera de sus límites (Philips 2003; Chape *et al.* 2005; Andam *et al.* 2008). Sin embargo, la manera en que las comunidades dentro de las áreas protegidas interactúan con el paisaje circundante y la forma en que las interacciones planta-animal y los procesos ecológicos ocurren a través de sus límites, siguen siendo aspectos poco explorados. Particularmente, el efecto de las zonas de contacto entre sitios con diferente manejo antrópico sobre la dispersión de semillas del algarrobo será abordado con objetivos e hipótesis específicos en el Capítulo III de esta Tesis (página 48).

Específicamente, en esta Tesis se evaluarán distintos aspectos tendientes a comprender la forma en que ocurren y se estructuran las interacciones entre árboles de *Prosopis flexuosa* y mamíferos silvestres dispersores y depredadores de sus semillas en el contexto de diferentes usos de la tierra.



## 1.6

## Objetivos e Hipótesis de la Tesis

Considerando el marco teórico planteado, el **objetivo general** de esta Tesis es evaluar por un lado el efecto de los usos de la tierra (áreas protegidas y campos con ganadería) y por el otro la influencia de la heterogeneidad de rasgos individuales de los árboles, sobre la Etapa de Interacción (visitas y remoción de frutos) del proceso de dispersión de semillas de *Prosopis flexuosa* mediado por mamíferos. Como **hipótesis general** del trabajo se plantea que los usos de la tierra (áreas protegidas y campos con ganadería) y las características individuales de los árboles afectan a los procesos ecológicos de interacción entre especies, particularmente a la dispersión de semillas por animales.

El desarrollo de la Tesis se organiza en capítulos (II, III y IV) que abordan diferentes aspectos del objetivo general. En el **Capítulo II** se propone como objetivo general: determinar el efecto del uso de la tierra por ganadería sobre la dispersión de semillas de algarrobo por distintos grupos funcionales de mamíferos silvestres durante temporadas con menor y mayor disponibilidad de frutos. Los **objetivos específicos** abordados en el Capítulo II son: a) caracterizar la estructura vegetal de sitios con y sin ganadería; b) identificar las especies de mamíferos frugívoros que interactúan con *P. flexuosa* en sitios con y sin ganadería; c) determinar el número de semillas removidas y de visitas a los árboles por los mamíferos silvestres que conforman diferentes grupos funcionales en el proceso de dispersión de semillas y, d) comparar el número de semillas removidas en temporadas con mayor y menor disponibilidad de frutos.

El **Capítulo III** tiene como objetivo general analizar el efecto de los cambios de hábitat asociados al borde entre un área protegida y campos con ganadería circundantes sobre la abundancia de mamíferos pequeños y sobre la Etapa de Interacción de la dispersión de semillas de *P. flexuosa*. En base a este objetivo se propone evaluar los siguientes **objetivos específicos**: a) caracterizar y comparar la estructura de la vegetación en una serie de distancias desde el borde entre un área protegida y campos con ganadería; b) comparar la ocurrencia y la abundancia de especies de mamíferos pequeños en las diferentes distancias desde el borde; c) cuantificar el número de frutos removidos y el número de visitas a los

árboles por los mamíferos silvestres en las diferentes distancias desde el borde y, d) comparar el número de frutos removidos y el número de visitas entre las diferentes distancias desde el borde.

El objetivo general del **Capítulo IV** es evaluar el efecto de los usos de la tierra (campos ganaderos y área protegida) y la heterogeneidad de los rasgos individuales de los árboles sobre la estructura y organización de redes individuales de interacción planta-frugívoros. Los **objetivos específicos** de este capítulo son: a) evaluar los patrones topológicos de las redes de frugivoría entre árboles individuales y su ensamble de frugívoros; b) comparar los patrones topológicos de las redes de frugivoría entre sitios con diferentes usos de la tierra; c) relacionar la variación de visitas de los frugívoros a los árboles con factores intrínsecos y extrínsecos de las plantas y, d) relacionar los patrones topológicos de las redes de interacción planta- frugívoros con variables ecológicas que subyacen a las interacciones.

## 1.7

## Materiales y métodos generales

## 1.7.1 Descripción de los sitios de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera Ñacuñán (34°02'S, 67°58'W; 12.800 ha) y en cuatro campos ganaderos aledaños a la Reserva ubicados en el departamento de Santa Rosa, provincia de Mendoza (Tabla 1.1, Figura 1.3). Los sitios se encuentran en la provincia fitogeográfica del Monte (Monte Central; Cabrera 1971; Roig *et al.* 2009), que abarca 460.000 km<sup>2</sup> del oeste árido y semiárido de Argentina (Cabrera 1976). El clima es semiárido, con inviernos fríos y secos (-13 ° a 10 ° C) y veranos calurosos y lluviosos (20 ° a 42 ° C). La precipitación media anual es de 329,4 mm (Estrella *et al.* 2001). En la zona existen tres tipos principales de comunidades vegetales: bosques de algarrobo, arbustales de jarilla y comunidades asociadas a médanos (Roig 1971). El bosque de algarrobo es la comunidad más representativa; se compone de un estrato arbóreo de *P. flexuosa* y *Geoffroea decorticans* (altura media= 7 m), un estrato arbustivo con predominio de *Larrea divaricata*, *L. cuneifolia* y *Condalia microphylla*, y un estrato de gramíneas conformado principalmente por *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Digitaria californica* (Roig 1971).

A comienzos del siglo XIX, el área de Ñacuñán sufrió talas severas de los bosques de algarrobo y pastoreo por ganado (Abraham y Prieto 1999; Rojas *et al.* 2009). La Reserva fue establecida como Reserva Forestal por ley en el año 1961 con el objetivo de proteger los relictos de bosques (Roig 1971) y fue delimitada en el año 1972. En el año 1986 la Reserva fue incluida en la red mundial de Reservas del Hombre y de la Biósfera, programa MaB (por sus siglas en inglés *Man and the Biosphere*) de la UNESCO. Esta Reserva ofrece una situación única para la investigación debido a que es la única área protegida del Monte con exclusión de pastoreo por animales domésticos. En los campos ganaderos contiguos a la Reserva se realiza pastoreo continuo extensivo y actividades relacionadas (como por ejemplo extracción de leña, caza de subsistencia y establecimiento de puntos de riego, caminos y asentamientos humanos). Debido a las limitaciones ambientales de estos pastizales, la densidad de ganado comúnmente utilizada es de 0,024 UA / ha (unidad animal por hectárea; Guevara *et al.* 2006).

Tabla 1.1. Información (localización, área, tipo de uso de la tierra y densidad de ganado bovino) de los sitios de estudio de la Tesis (durante el tiempo de realización del trabajo de campo). Fuentes de información consultadas: administradores y dueños de los campos, guardaparques de la DRNR Mendoza y programa Google Earth.

| <b>Sitios de estudio</b>                        | <b>Latitud (S)</b> | <b>Longitud (O)</b> | <b>Altura (m)</b> | <b>Área (ha)</b> | <b>Tipo de manejo</b> | <b>Densidad de ganado bovino</b> |
|---|--------------------|---------------------|-------------------|------------------|-----------------------|----------------------------------|
| Reserva MaB Ñacuñán (sitio sin ganadería)       | 34° 02'            | 67° 58'             | 540               | 12.800           | Área protegida        | 0                                |
| Campo este “El Doménico” (sitio con ganadería)  | 34° 02'            | 67° 53'             | 561               | 38.500           | Rotativo por cuadros  | 340 (0,009 UA/ha)                |
| Campo sur “El Bonito” (sitio con ganadería)     | 34° 08'            | 67° 55'             | 552               | 16.000           | Rotativo por cuadros  | 500 (0,03 UA/ha)                 |
| Campo oeste “San Ignacio” (sitio con ganadería) | 34° 01'            | 67° 58'             | 589               | 8.500            | Extensivo             | 400 (0,05 UA/ha)                 |
| Campo norte (sitio con ganadería)               | 33° 55'            | 67° 56'             | 581               | 12.800           | Extensivo             | 600 (0,05 UA/ha)                 |

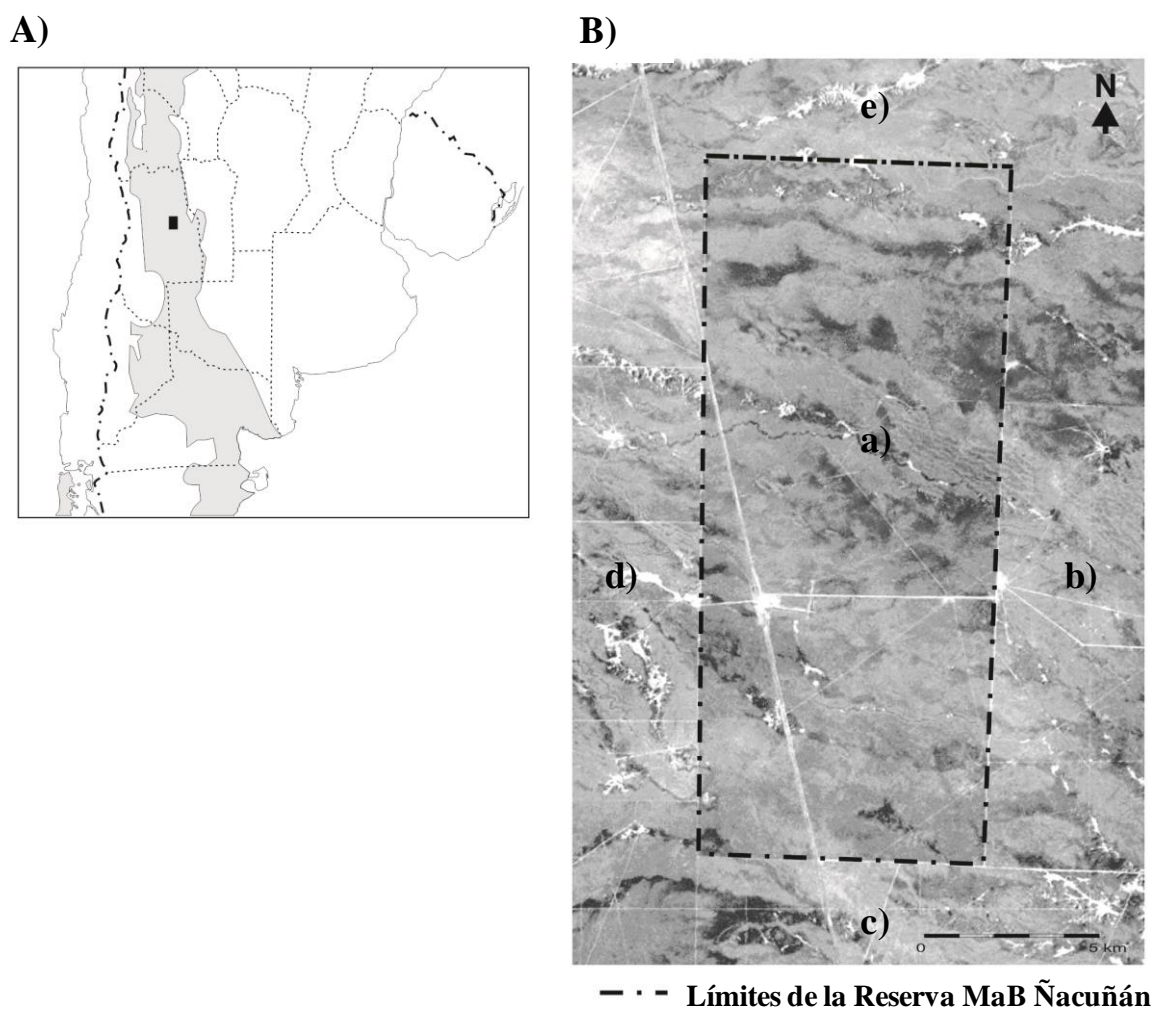


Figura 1.3. A) Mapa de situación relativa en la provincia de Mendoza y B) Imagen satelital de los sitios de estudio de la Tesis: a) Reserva MaB Ñacuñán, b) Campo este “El Doménico”, c) Campo sur “El Bonito”, d) Campo oeste “San Ignacio” y, e) Campo norte. Mapa gentileza M. S. Tabeni, imagen satelital obtenida del programa Google Earth.

### 1.7.2 Descripción de la especie de planta de estudio: *Prosopis flexuosa* DC.

La especie seleccionada es *Prosopis flexuosa* DC. (algarrobo dulce, Figura 1.4), perteneciente a la familia Fabaceae y subfamilia Mimosoideae. Esta especie de árbol es considerada clave en su rango de distribución natural (Álvarez y Villagra 2009; Álvarez et al. 2011; Campos y Velez 2015) y además proporciona a la población humana bienes y servicios como madera, leña, alimentos y sombra (Ladio y Lozada 2009). Como especie clave, el algarrobo mantiene múltiples interacciones con otras plantas (Rossi y Villagra 2003) y animales. En cuanto a las interacciones con animales, esta especie es considerada auto-incompatible (alógama; Masuelli y Balboa 1989; Aschero y Vázquez 2009), es decir que depende de insectos polinizadores para la fecundación y formación de semillas (Aschero y Vázquez 2009), aunque puede ocurrir hasta un 28% de autogamia (Ferreira 2000). Por la morfología y características de sus frutos (Figura 1.5) la dispersión de sus semillas es mediada por animales, principalmente por mamíferos (Campos y Ojeda 1997; Campos et al. 2008; Giannoni et al. 2013; Campos et al. 2017), y también por algunas especies de hormigas como *Acromyrmex lobicornis*, *A. striatus* y *Pheidole bergi* (Milesi y Lopez de Casenave 2004). *Prosopis flexuosa* produce frutos de gran tamaño (largo=  $14\pm 2$  cm; número de semillas=  $15\pm 2$ ; peso=  $2.47\pm 0.68$  gr; datos M.F.M) con un mesocarpio azucarado atractivo para los animales (Roig 1971; Kingsolver et al. 1977; Mooney et al. 1977).

*Prosopis flexuosa* florece en primavera (de octubre a diciembre) y sus frutos comienzan a madurar en verano (enero-febrero). El fruto es una vaina indehiscente (lomento drupáceo), con un epicarpio relativamente blando (Burkart 1976) y un mesocarpio grueso que contiene la mayor parte de los hidratos de carbono (Kingsolver et al. 1977). Si bien el fruto de *P. flexuosa* (Figura 1.5) no es del tipo “carnoso”, tiene un mesocarpio rico en azúcares y proteínas (Kingsolver et al. 1977) que actúa como recompensa para los dispersores por endozoocoria (Campos y Ojeda 1997). Las semillas, por su parte, tienen mayor concentración de proteínas que de carbohidratos (Llano et al. 2012) y están cubiertas por un endocarpio leñoso (artejo) y un tegumento impermeable que actúan como barreras impidiendo la imbibición e inhibiendo así la germinación (Warrag 1994; Figura 1.5). Tanto el fruto como las semillas pueden ser recompensa para los mamíferos almacenadores dispersores de semillas.



Figura 1.4. Individuo adulto de *Prosopis flexuosa* en la Reserva del Hombre y de la Biósfera Ñacuñán (fotografía: M. F. Miguel).

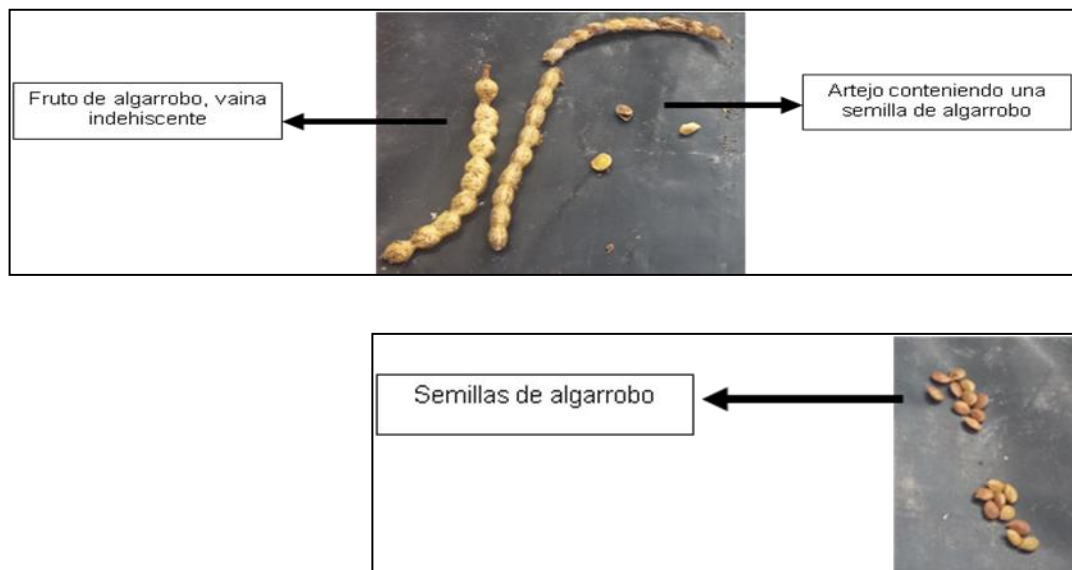


Figura 1.5. Frutos de *Prosopis flexuosa* y sus diferentes estructuras anatómicas: fruto entero, artejos y semillas (fotografía: M. F. M).

### 1.7.3 Especies de mamíferos consumidores de frutos de *Prosopis flexuosa*

De acuerdo al marco teórico de la efectividad de la dispersión de semillas previamente desarrollado, los objetivos del presente trabajo de Tesis están orientados al estudio de los aspectos cuantitativos de la dispersión (es decir, la frecuencia de visitas y el número de frutos removidos por visita; Schupp *et al.* 2010). Para ello, el trabajo se apoya en estudios previos que han evaluado los efectos del pasaje de las semillas de *P. flexuosa* por el tracto digestivo de algunas especies de animales sobre su viabilidad y germinación (Campos y Ojeda 1997; Campos *et al.* 2008, 2011), como así también el papel de las especies almacenadoras de semillas (Giannoni *et al.* 2013; Campos *et al.* 2017), es decir, aspectos incluidos en el componente cualitativo del modelo de efectividad.

Mediante el análisis de las semillas encontradas en las heces, estudios con animales en cautiverio (en laboratorio) y ensayos de remoción de semillas utilizando clausuras (ver citas debajo), se han reconocido tres grupos funcionales principales (es decir; un conjunto de especies que desarrollan roles ecológicos similares pero no idénticos; Levin 1998; Walker *et al.* 1999; Lundberg y Moberg 2003) conformando el ensamble de mamíferos dispersores de *P. flexuosa* en el Monte Central. Los grupos descriptos son los siguientes:

#### 1. Dispersores por endozoocoria

Retomando el concepto, la dispersión de semillas por endozoocoria es un proceso mediante el cual los animales ingieren los frutos enteros y defecan o regurgitan (en el caso de las aves y primates) semillas viables (Jordano 2000; Forget y Cuijpers 2008). A este tipo de dispersores se los conoce como “dispersores legítimos” (Herrera 1989). Los estudios previos que evaluaron el estado (viabilidad y capacidad de germinación) de las semillas de *P. flexuosa* encontradas en las heces de animales nativos y exóticos, han encontrado que las siguientes especies son dispersoras de semillas de algarrobo: *Lycalopex griseus* (zorro gris), *Dolichotis patagonum* (mara), *Lama guanicoe* (guanaco), *Rhea americana* (ñandú), *Bos taurus* (vaca), *Equus caballus* (caballo), *Equus asinus* (burro) y *Lepus europaeus* (liebre europea) (Campos y Ojeda 1997; Campos *et al.* 2008, 2011, 2014; Maldonado *et al.* 2014). Algunas de estas



especies incrementan la capacidad de germinación de las semillas de *P. flexuosa* cuando atraviesan su tracto digestivo (*D. patagonum*, *L. guanicoe*, *B. taurus* y *L. europaeus*), con algunos costos para la viabilidad de las semillas (*D. patagonum* y *B. taurus*); mientras que otras especies dispersan las semillas sin afectar significativamente su viabilidad (*L. griseus*; Campos y Ojeda 1997).

## 2. Almacenadores de semillas (*scatter-hoarders*)

Las especies de animales que se comportan como *scatter-hoarders*, almacenan semillas en un gran número de pequeños cúmulos en el suelo para consumirlas posteriormente (Vander Wall y Beck 2012). Debido a que consumen algunas semillas, pero no todas, se convierten en potenciales dispersores (Vander Wall 1990, 2002; Forget *et al.* 2002). Dentro de este grupo se ha reconocido a una especie de roedor nativo, *Microcavia australis* (cuis, Caviidae), con el potencial de dispersar semillas de *P. flexuosa* bajo esta estrategia (Campos *et al.* 2017). Mediante ensayos a campo y en laboratorio con *M. australis*, se registró que este roedor presenta la estrategia de almacenar artejos con semillas de *Prosopis* en cúmulos de 2 a 20 semillas cubiertos por arena y hojas secas, y la distancia promedio a la que mueve las semillas desde las estaciones de muestreo debajo de los árboles es de  $462 \text{ cm} \pm 57,5 \text{ cm}$  (Campos *et al.* 2017). Además, en un estudio en laboratorio, el roedor *Eligmodontia typus* (Cricetidae) también fue descrito con la capacidad de transportar y almacenar semillas de *P. flexuosa* en pequeños cúmulos (Giannoni *et al.* 2013).

La dispersión de semillas por almacenamiento es un tipo de comportamiento llevado a cabo principalmente por especies de roedores (Vander Wall 2001), y es común que ocurra en ambientes áridos y con frutos secos (Beck y Vander Wall 2010), aunque también esta estrategia ha sido registrada en ambientes tropicales (Forget y Vander Wall 2001). En este caso, la recompensa para los animales almacenadores no es solamente el fruto sino también las semillas y sus nutrientes (Vander Wall y Beck 2012). Los dispersores de semillas por almacenamiento también podrían ser considerados dispersores legítimos (un término que comúnmente se adopta para dispersores endozoocoros; Vander Wall y Beck 2012), debido a que cuando los animales almacenadores manipulan los frutos pueden liberar a las semillas de

cubiertas que retrasan su germinación (Howe y Smallwood 1982; Vander Wall 1990; Hollander y Vander Wall 2009).

### 3. Depredadores de semillas

En cuanto al tercer grupo funcional, algunas especies de mamíferos producen principalmente la pérdida de semillas de *P. flexuosa*, aunque eventualmente podrían dispersar semillas viables (Schupp 1993). Entre éstas se reconocen a *Sus scrofa* (jabalí europeo), que consume los frutos de algarrobo y destruye a las semillas cuando pasan por el tracto digestivo, perdiendo su capacidad de germinar (Campos y Ojeda 1997). También *Graomys griseoflaous* y *Akodon dolores* (Cricetidae) son considerados depredadores de semillas de algarrobo, ya que ambos roedores acumulan las semillas en grandes cúmulos dentro de sus madrigueras (Giannoni *et al.* 2013), en condiciones que no serían adecuadas para la germinación. Esta estrategia se conoce como almacenamiento concentrado (*larder-hoarding*; Longland *et al.* 2001; Vander Wall y Beck 2012). El efecto potencial de los depredadores en la pérdida de semillas y en la demografía de las poblaciones de *P. flexuosa* (reclutamiento de nuevas plántulas) es un aspecto que aún requiere ser evaluado.

Ninguna de las especies que conforman el ensamble de frugívoros de *P. flexuosa* son frugívoros exclusivos, es decir, se alimentan únicamente de frutos (Jordano 2000). Adicionalmente, las interacciones planta-frugívoros descritas anteriormente no son mutuamente obligatorias, es decir, *P. flexuosa* no depende exclusivamente de una especie animal para la dispersión de sus semillas como así tampoco ninguna especie de mamífero depende exclusivamente de los frutos de *P. flexuosa* para su alimentación. Esta característica es la más frecuente en las interacciones mutualistas de dispersión de semillas, en donde la dependencia obligada de una especie sobre la otra es poco común (Jordano 2000; Bronstein 2015). Sin embargo, las especies de animales frugívoros que consumen frutos esporádicamente tienen un papel central en la dispersión, reclutamiento y demografía del árbol nativo *P. flexuosa* (Campos y Velez 2015).

Es importante considerar que los estudios previos acerca de la dispersión de semillas de *Prosopis* reconocen especies de dispersores legítimos y depredadores de semillas, aunque

aún quedan por caracterizar la eficiencia y la eficacia de esas especies en el ciclo completo de la dispersión. Es decir, falta determinar la calidad de los sitios donde las especies depositan las semillas viables (eficiencia) y estimar el número de plántulas originadas a partir de la acción de dispersión de esas especies (eficacia; Herrera 1989; Reid 1989; Bustamante *et al.* 1992).

## 1.7.4 Diseño de muestreo

### 1.7.4.1 Selección de árboles de *Prosopis flexuosa*

Para cumplir con los objetivos planteados para los capítulos II y IV de la Tesis, el diseño de muestreo se basó en la selección de árboles adultos de *P. flexuosa* separados por una distancia mínima de 400 m para evitar la pseudoreplicación de las muestras. Por cuestiones logísticas se siguieron caminos internos en los sitios de estudio y la selección de los árboles fue aleatoria una vez alcanzada la distancia mínima de separación establecida para los mismos (Figura 1.6). Los árboles seleccionados corresponden a individuos adultos de algarrobo (Diámetro a nivel del suelo > 7,5 cm; Álvarez *et al.* 2006).

El número total de árboles adultos seleccionados en cada uno de los sitios de muestreo fue de: 70 para el sitio sin ganadería (Área protegida, Reserva MaB Ñacuñán), 60 para el Campo Este (El Doménico), 30 para el Campo Oeste (San Ignacio) y 30 para el Campo Sur (El Bonito). Es decir, el número total de árboles para la situación con ganadería fue de 120 y para la situación del área sin ganadería fue de 70 (n total= 190). Dentro del área protegida el muestreo y la selección de los árboles se realizó en dos áreas, hacia el norte y hacia el sur de la Reserva. Por lo tanto, el número de réplicas utilizadas es de 2 para la condición sin ganadería y 3 para la condición con ganadería (Figura 1.6).

Para cumplir con los objetivos del capítulo III de la Tesis se realizó un diseño de distancias crecientes desde el borde que separa sitios con diferente manejo y hacia el interior de cada sitio. Los árboles seleccionados en cada una de las distancias (0m, 100m y 300m

desde el borde y hacia los sitios) también corresponden a individuos adultos de *P. flexuosa*. El diseño de muestreo correspondiente al capítulo III se encuentra detallado en ese mismo apartado de la Tesis (página 48).

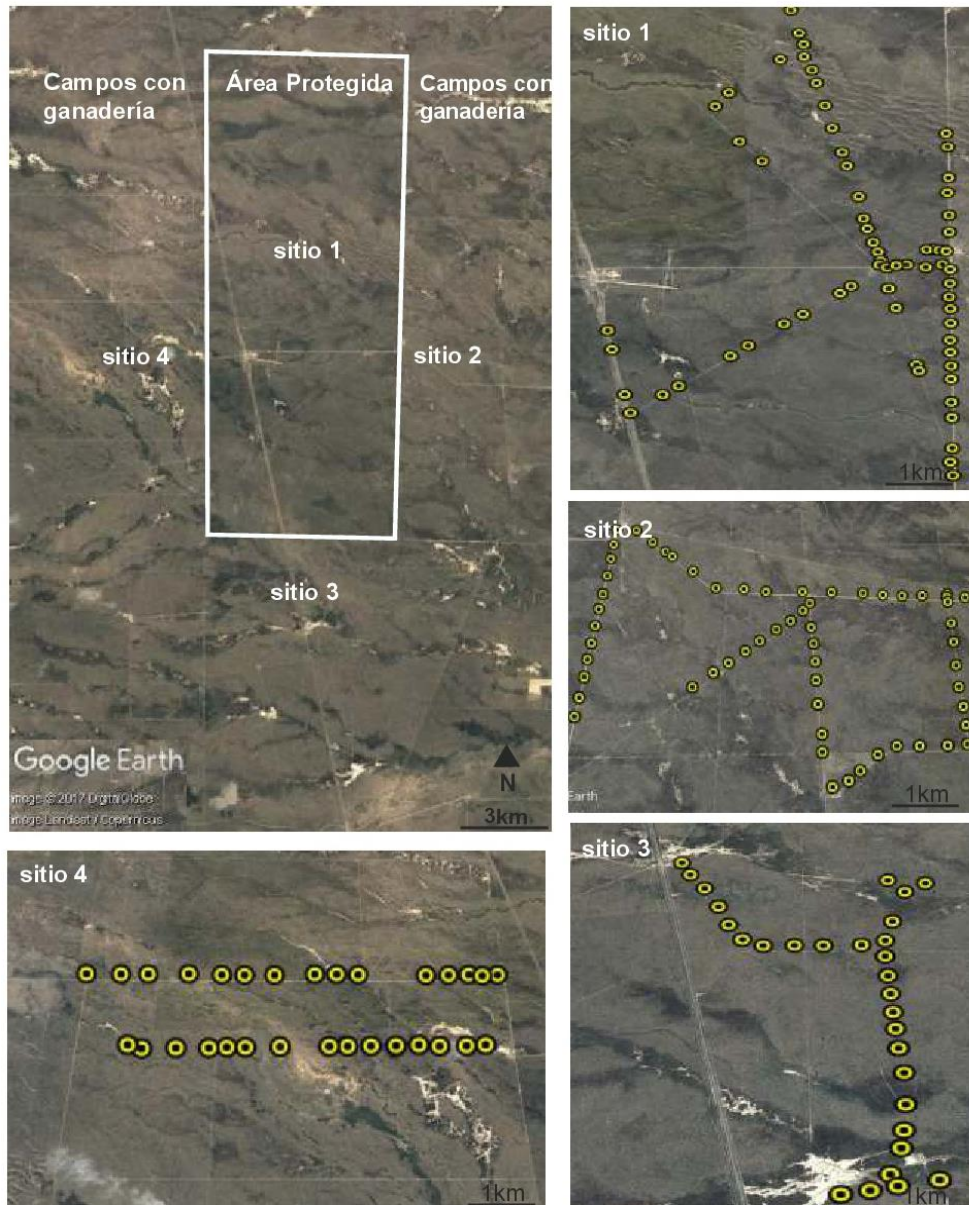


Figura 1.6 Mapa mostrando la distribución de los árboles de *Prosopis flexuosa* seleccionados (círculos amarillos) en los sitios de estudio: Área Protegida (Reserva MaB Ñacuñán; sitio 1); campos con ganadería (sitio 2,3 y 4). El número de árboles seleccionados es de: 70 para el Área protegida (Reserva MaB Ñacuñán, sitio 1), 60 para el Campo Este (El Doménico, sitio 2), 30 para el Campo Oeste (San Ignacio, sitio 3) y 30 para el Campo Sur (El Bonito, sitio 4), número total de árboles para la situación

con ganadería= 120, número total de árboles para el área protegida= 70, número total de árboles= 190.  
Mapa gentileza M. S. Tabeni.

#### 1.7.4.2 Experimento de interacción de frugivoría entre *Prosopis flexuosa* y mamíferos

Las metodologías empleadas para estudiar la remoción de frutos o semillas por animales abarcan desde la observación directa de los animales en el campo o en cautiverio, hasta el marcado fijo (por ejemplo, semillas atadas con un hilo y sujetas a un punto fijo) o libre de las semillas (por ejemplo, utilizando isótopos o radiotransmisores; Forget y Wenny 2005). La observación directa de los animales frugívoros a campo es una metodología útil en ambientes abiertos y cuando se trata de especies pequeñas o habituadas a la presencia humana. Sin embargo, para estudiar animales terrestres y con hábitos nocturnos, este tipo de metodología no es adecuada (Forget y Wenny 2005). En relación a esto y debido a que las especies de animales frugívoros de *P. flexuosa* son muy variadas, en cuanto a su tamaño corporal y patrones de actividad, en esta Tesis se utilizó la observación mediante trampas cámara para evaluar interacciones de frugivoría entre los árboles focales y las especies de frugívoros.

En cada uno de los árboles seleccionados se colocó una trampa cámara infrarroja modelo Moultrie M-990i (Alabaster, AL, USA) sobre una rama del árbol focal a 1,5 m del suelo para identificar las especies de animales frugívoros y cuantificar el número de visitas y el número de frutos removidos por cada especie (Figura 1.7). Un total de 40 cámaras (20 por sitio) operaban simultáneamente sobre los árboles aleatoriamente seleccionados. Las cámaras fueron colocadas en posición vertical (De Bondi *et al.* 2010) y enfocadas hacia un grupo de 20 frutos de *Prosopis* colocados bajo la copa de cada árbol. La posición de las cámaras (vertical y orientadas hacia los frutos) y la altura promedio a la que fueron colocadas (1,5 m) se relacionan con: los objetivos generales de muestreo (identificar especies, cuantificar visitas y frutos removidos), el tamaño de las especies de animales frugívoros del Monte (desde pequeños roedores hasta ganado doméstico) y a una altura estandarizada evitando disturbar el comportamiento de los animales frugívoros (Prasad *et al.* 2010).

Antes de colocar los grupos de 20 frutos con número conocido de semillas (15 semillas por fruto), se cuantificaron y luego se retiraron todos los frutos maduros que se encontraban en el suelo debajo de la copa de los árboles. Para evitar falsos disparos de las cámaras, se despejó la vegetación en un área de 0,07 m<sup>2</sup> donde se colocó cada grupo de frutos (Smith y Coulson 2012). Cada cámara fue configurada para tomar 3 fotografías consecutivas cada 30 s, siendo activadas por movimiento. Para los diseños de muestreo desarrollados en los capítulos II y IV de esta Tesis cada cámara estuvo activa durante 48 h (total de horas registradas = 9.120, 190 árboles por 48 h), mientras que para el diseño de muestreo del capítulo III cada cámara estuvo activa durante 96 h (total de horas registradas= 3.456, 36 árboles por 96 h). Las cámaras fueron configuradas con alta sensibilidad de captura de imágenes para poder detectar especies de mamíferos de tamaño pequeño (<100 g) que interactúan con los frutos de *Prosopis*.

Cada una de las trampas cámara contenía una tarjeta de memoria con alta capacidad de almacenamiento en las cuales se grababan las fotografías. Además, cada cámara estaba conectada a una batería recargable externa que aseguraba su funcionamiento durante el tiempo de muestreo. Una vez concluido el muestreo (48 h o 96 h por árbol de acuerdo al diseño experimental), en laboratorio se retiraron las tarjetas de memoria, se descargaron las fotografías capturadas por las cámaras y se analizó cada una de las imágenes individualmente. Los animales fueron determinados a nivel de especie siguiendo las descripciones de las especies reunidas en la bibliografía: largo de la cola y su relación con el tamaño del cuerpo (particularmente para diferenciar a las especies de mamíferos pequeños), color del pelaje y otras características específicas (Braun y Ojeda 2000; Giannoni *et al.* 2001; Tognelli *et al.* 2001).

La secuencia de tres fotografías consecutivas de una misma especie de frugívoro se definió como un evento de visita y la frecuencia de las interacciones se calculó sumando todas las visitas independientes de cada especie de animal a cada árbol focal. Se consideró un tiempo mínimo de 3 minutos entre secuencias de 3 fotos de la misma especie para considerarlas como visitas independientes a los árboles. Para determinar el número de frutos removidos por cada especie de frugívoro por visita, se restó el número de frutos finales (número de frutos que quedaban luego de la visita de un animal) a partir del número de frutos iniciales (número de frutos presentes cuando el animal se aproxima). La suma de todos los



frutos removidos por cada especie de animal en cada árbol se consideró como la intensidad de las interacciones (Vázquez *et al.* 2005).



Figura 1.7. Trampa cámara (Moultrie M-990i, Alabaster, AL, USA) sobre un individuo adulto de *Prosopis flexuosa* orientada verticalmente hacia un grupo de 20 frutos de *Prosopis*, y detalle de la trampa cámara sobre un árbol de *Prosopis* (fotografías: M. F. Miguel).

#### 1.7.4.3 Caracterización ambiental

Para cada uno de los árboles focales de *P. flexuosa* se obtuvieron un conjunto de variables ecológicas intrínsecas y extrínsecas (Figura 1.8; Jordano y Schupp 2000). Las variables intrínsecas incluyen características individuales de cada árbol, las cuales son: la altura total del árbol, el número de frutos inmaduros en la copa del árbol y el número de frutos maduros en el suelo bajo la copa del árbol. Para contar los frutos en la copa y en el suelo debajo dos

observadores recorrieron cada árbol de *Prosopis* contando los frutos antes de la instalación de la trampa cámara. Además, se midieron una serie de variables extínsecas detalladas a continuación:

## 1. Microhábitat (escala local)

Para describir el microhábitat debajo de la copa de los árboles de *Prosopis*, se midió la cobertura vegetal bajo las copas de los árboles utilizando el método de Point quadrat modificado para el Monte (Passera *et al.* 1983). Debajo de la copa de cada árbol focal se registraron las especies de plantas, su altura y cobertura cada 0,3 m en cuatro transectas de 3 m de largo (orientadas hacia los cuatro puntos cardinales). En cada transecta se estimaron las siguientes coberturas: vegetación total, suelo desnudo, mantillo y cobertura vegetal clasificada en tres estratos de altura (estrato bajo: 0,2 a 0,4 m; medio: 0,6 a 0,8 m y alto: 1 a 1,4 m).

Para estimar la diversidad de especies de plantas del microhábitat debajo de la copa de cada uno de los árboles focales se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $H' = -\sum p_i \log p_i$ ) (Magurran 2004). También, se registró la ubicación geográfica de cada árbol de *Prosopis* utilizando un sistema de posicionamiento global (GPS marca Garmin).

## 2. Hábitat (mesoescala)

Para describir el hábitat en torno a cada árbol de *Prosopis* y caracterizar los sitios de muestro, se utilizó el método de Point quadrat modificado para el Monte (Passera *et al.* 1983) con 100 estaciones de muestreo (número de puntos de muestreo a lo largo de cada transecta) a lo largo de 10 transectas de 50 m de longitud en cada uno de los sitios de muestreo (n= 1000 estaciones de muestreo por sitio). Es decir, cada 0,5 m en cada transecta de 50 m de longitud (10 transectas en total por sitio) se registraron las mismas medidas de vegetación explicadas en el apartado anterior para las transectas bajo las copas de los árboles (vegetación total, suelo desnudo, mantillo y vegetación en tres estratos de altura).



Con el fin de relacionar la estructura del hábitat a los árboles focales de *Prosopis*, se asociaron los árboles a la transecta de vegetación más cercana. Para ello, utilizando las posiciones geográficas de los árboles y de las transectas, se calculó la distancia de cada transecta al árbol más cercano(s). En el caso en que más de una transecta estuviese situada cerca de un solo árbol, se promediaron las coberturas medidas en las mismas y se asociaron esos datos al árbol cercano. La ubicación de las transectas y su relación con los árboles más cercanos se realizó mediante el uso del programa Google Earth.

### 3. Vecindario

Debido a que la composición y la densidad del vecindario que rodea a las plantas influyen en su interacción con los animales frugívoros (Carlo 2005; Morales *et al.* 2012), se caracterizó el vecindario de cada árbol focal de *Prosopis*. Para ello, se delimitó un círculo de aproximadamente 10 m de radio considerando como centro a cada árbol de *P. flexuosa* dentro del cual se contaron el número de plantas inter e intraespecíficas vecinas. De esta forma se obtuvo el número total de plantas vecinas, el número de plantas pertenecientes a otras especies y el número de plantas de *P. flexuosa* rodeando a cada árbol focal de algarrobo dentro del área previamente delimitada.

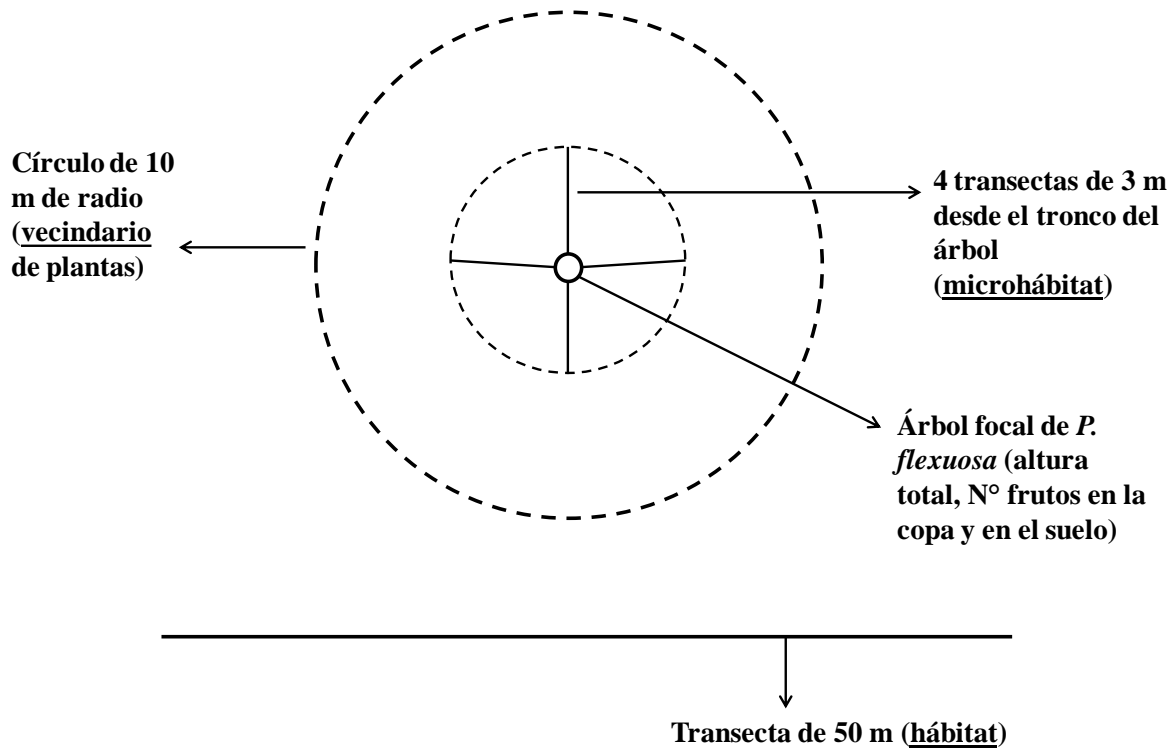


Figura 1.8 Esquema representando las diferentes variables ecológicas medidas. Tomando como centro a cada uno de los árboles adultos de *Prosopis flexuosa* (centro del gráfico) se midieron variables intrínsecas (altura total del árbol, número de frutos inmaduros en la copa y número de frutos maduros en el suelo debajo de la copa de cada árbol) y variables extrínsecas. Las últimas comprenden: la caracterización del microhábitat debajo de la copa de cada árbol mediante 4 transectas de 3 m de largo orientadas hacia los 4 puntos cardinales (Método de Point quadrat modificado; 10 puntos por transecta, 40 puntos por árbol); la caracterización del hábitat de los sitios de muestreo mediante 10 transectas de 50 m de largo en cada sitio (Método de Point quadrat modificado; 100 puntos por transecta, 1000 puntos por sitio) y, la caracterización del vecindario inter e intraespecífico de cada árbol focal en un círculo de aproximadamente 10 m de radio.

## Capítulo II

### **Remoción de semillas de *Prosopis flexuosa* DC. por diferentes grupos funcionales de mamíferos en un ambiente protegido y pastoreado del Monte Central, Argentina\***



\* **Miguel F.**, Cona M. I. y Campos C. M. (2017). Seed removal by different functional mammal groups in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Seed Science Research*, 27:174-182.

## 2.1 Resumen

Las especies de mamíferos contribuyen de diferentes maneras a la eficacia en la dispersión de semillas, actuando como dispersores endozoocoros, almacenadores o depredadores de semillas. La remoción de semillas por estos grupos funcionales de mamíferos podría ser afectada por disturbios antrópicos, como el uso de la tierra por ganadería, la cual es una práctica común en las tierras secas. En este capítulo se evalúa la remoción de semillas de una especie de árbol nativa (*Prosopis flexuosa*) por mamíferos silvestres terrestres con diferentes roles funcionales, en sitios con ganadería y sin ganadería y durante diferentes etapas en el período de fructificación de *Prosopis*. Se ofrecieron frutos de *P. flexuosa*, cada uno con 15 semillas, y se utilizaron trampas cámara para identificar las especies de animales que remueven los frutos. Se obtuvo el número de semillas removidas (1 fruto removido= 15 semillas removidas) por cada especie de animal y por cada grupo funcional. Las especies de mamíferos nativos y domésticos removieron el 65,4% del total de las semillas ofrecidas; el 69,5% de las semillas ofrecidas fueron removidas del sitio con ganadería y el 61% del sitio sin ganadería. Considerando los tiempos de fructificación, el 64,25% de las semillas ofrecidas fueron removidas durante el inicio del período de fructificación de *Prosopis* y el 67% hacia el final de este período. Los roedores que actúan como depredadores de semillas (*Graomys griseoflavus* y *Akodon dolores*) o almacenadores de semillas (*Microcavia australis*) fueron los grupos de mamíferos que removieron la mayor cantidad de semillas de *Prosopis*. La remoción de semillas por los depredadores de semillas fue mayor en el sitio sin ganadería, mientras que la remoción de la especie almacenadora fue mayor en el sitio con ganadería. En base a los resultados obtenidos, sería importante garantizar heterogeneidad de hábitats en el área sin ganadería, con la finalidad de aumentar la remoción de semillas por grupos funcionales de animales que dispersan semillas, tales como los dispersores por endozoocoria y los almacenadores.

## 2.2 Introducción

En las tierras secas, diferentes perturbaciones antrópicas tales como la tala de árboles, el fuego, la expansión agrícola y la ganadería pueden resultar en pérdida de hábitats y de conectividad del paisaje, con la consiguiente pérdida de biodiversidad (Jones 2000; Reynolds *et al.* 2007). Entre estas actividades, la ganadería es la actividad productiva más difundida en las tierras secas del mundo y es reconocida como el uso de la tierra que más contribuye a su degradación (Peters *et al.* 2015). Concretamente, el pastoreo por animales domésticos modifica la organización espacial de la vegetación (Asner *et al.* 2004; Peters *et al.* 2015), generando agregados de mayor cobertura de vegetación (*clusters*) inmersos en *gaps* o espacios sin cobertura vegetal (suelo desnudo; Villagra *et al.* 2009). Específicamente en las tierras secas de Argentina, donde la ganadería es el principal uso de la tierra (Abraham y Prieto 1999), varios estudios han evaluado el efecto de esta actividad sobre la estructura del hábitat y su impacto en las poblaciones de animales (Tabeni y Ojeda 2003, 2005; Corbalán 2006; Tabeni *et al.* 2007; Rodríguez 2009; Spirito y Tabeni 2016; Spirito *et al.* 2017). Por ejemplo, se ha encontrado que algunas especies de animales nativos seleccionan hábitats abiertos más frecuentes en sitios con ganadería (*Dolichotis patagonum*; Rodríguez 2009), mientras que otras especies prefieren hábitats con mayor cobertura vegetal mejor representados en sitios sin pastoreo (*Graomys griseoflavus*, *Akodon dolores*; Corbalán 2006). Sin embargo, considerando a la ganadería como una actividad generadora de cambios en los ecosistemas, se conoce poco acerca de sus efectos sobre interacciones ecológicas en los bosques de tierras secas, tales como la dispersión de semillas por animales.

La dispersión de semillas es un proceso ecológico crucial para las especies de plantas (Connell 1971; Janzen 1971; Howe y Smallwood 1982; Forget *et al.* 2001; Jordano *et al.* 2011). En los casos en que los animales actúan como agentes de dispersión, éstos pueden contribuir de diversas maneras a la eficacia global de la dispersión de semillas que una planta recibe del conjunto de agentes dispersores (Schupp *et al.* 2010), entre ellos los mamíferos. En este contexto, este trabajo se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera Ñacuñán, la cual está rodeada por campos ganaderos dominados por bosques de *Prosopis flexuosa* ("algarrobo dulce"). Tal como fue desarrollado en la sección de Introducción general, los frutos de *P. flexuosa* son consumidos por mamíferos nativos y exóticos (Campos y Ojeda 1997; Campos *et al.* 2007; Campos y Velez 2015). Algunas de estas especies son incluidas dentro del grupo funcional de los frugívoros oportunistas que dispersan las semillas por endozoocoria (por

ejemplo *Lycalopex griseus*, *Dolichotis patagonum*, vaca, caballo y burro; Campos y Ojeda 1997; Campos y Velez 2015), mientras que los pequeños roedores se comportan como almacenadores (scatter-hoarders; Giannoni *et al.* 2001; Campos y Velez 2015; Campos *et al.* 2017) o depredadores de semillas (*Graomys griseoflaus*, *Akodon dolores*; Giannoni *et al.* 2013).

El objetivo general del presente capítulo es estudiar los efectos del uso de la tierra por ganadería en la remoción de semillas de *P. flexuosa* por mamíferos silvestres terrestres en dos etapas del período de fructificación de la especie. Las preguntas abordadas en el estudio son las siguientes: 1) ¿afecta el uso de la tierra por ganadería a la remoción total de semillas por las distintas especies de mamíferos?; 2) ¿existe una diferencia temporal en la remoción total de semillas en las diferentes etapas del período de fructificación de *Prosopis*? y, 3) ¿existen diferencias en la remoción de semillas por los diferentes grupos funcionales de mamíferos silvestres terrestres entre los bosques con ganadería y los bosques protegidos durante el inicio y el final del período de fructificación?

Para abordar estas preguntas, se formulan las siguientes hipótesis y predicciones de trabajo asociadas:

1) El uso de la tierra por ganadería altera el proceso de dispersión de semillas de algarrobo a través de la modificación de la estructura vegetal y por ende del hábitat de los animales frugívoros.

Por lo tanto, se puede esperar que si el sitio protegido funciona como un área de conservación, habrá una mayor remoción total de semillas en los bosques sin ganadería (no perturbados) que en los bosques con ganadería, ya que los bosques no perturbados pueden proporcionar más alimento y refugio a las especies de mamíferos nativos (Tabeni y Ojeda 2005).

2) El número de semillas removidas por los grupos funcionales de mamíferos silvestres será diferente de acuerdo a las etapas del período de fructificación de *P. flexuosa* consideradas.

Entonces, se puede predecir una mayor remoción total de semillas al final del período de fructificación, luego del pico máximo de disponibilidad de frutos. Esto se debe a que durante

el pico de fructificación ocurre el efecto de “saciación” de los animales, disminuyendo en ese momento la remoción y el consumo de frutos y semillas (Feer y Forget 2002).

3) La remoción de semillas por los distintos grupos funcionales de mamíferos silvestres tanto en los bosques con ganadería como en los protegidos será diferente en las distintas etapas del período de fructificación y entre los sitios debido a las preferencias de hábitat de las especies.

En este caso se espera, una mayor remoción total de semillas hacia el final del período de fructificación, y que mamíferos nativos asociados a sitios con menor cobertura de vegetación (como por ejemplo *M. australis*, *D. patagonum* y *L. griseus*; Tabeni y Ojeda 2003; Rodríguez 2009; Jiménez *et al.* 2008), remuevan más cantidad de semillas en el sitio con ganadería. Mientras que, especies asociadas con hábitats de vegetación más densa remuevan más semillas en el sitio sin ganadería (como *G. griseoflavus* y *A. dolores*; Tabeni y Ojeda 2003, 2005; Corbalán 2006).

## 2.3 Materiales y métodos

### 2.3.1 *Caracterización de la estructura del hábitat*

Para caracterizar la estructura del hábitat en los sitios con y ganadería, se utilizó el método de Point quadrat modificado para el Monte en 10 transectas por sitio (Passera *et al.* 1983; diseño explicado en la sección Materiales y métodos generales- página 29).

### 2.3.2 *Experimento de remoción de semillas*

Tal como fue explicado en la sección de Introducción de la Tesis, se seleccionaron al azar árboles adultos de *P. flexuosa* separados por una distancia mínima de 400 m, en el área protegida y en un sitio con ganadería aledaño a la Reserva (Campo este, “El Doménico”, Figura 1.6). Debajo de la copa de cada árbol, se colocaron 20 frutos de algarrobo que contenían 15 semillas cada uno ( $n = 300$  semillas totales por árbol). Durante un período de 48 horas en cada árbol, se monitoreó la remoción de las semillas y la identidad de las especies de mamíferos removedores usando trampas cámara (Moultrie M-900i) colocadas en el árbol a una altura de 1,50 m. El suministro de frutos enteros y el corto tiempo de exposición de estos

fue propuesto para prevenir la remoción de los frutos por hormigas (Campos C. obs. pers.). La ubicación de las trampas cámara permitió no sólo identificar a las especies de animales, sino también contar el número de frutos restantes después de que el animal dejara el lugar (Grünwald *et al.* 2010). Como el número de semillas de los frutos de algarrobo puede ser inferido considerando la forma externa del fruto (Figura 1.5), se utilizó el número de semillas removidas por las especies y por los grupos funcionales de mamíferos como variable respuesta en los modelos estadísticos (ver sección Análisis estadístico de los datos).

Para evaluar si la remoción de semillas por los mamíferos cambió en los dos momentos diferentes durante el período de fructificación de *P. flexuosa*, se realizó el experimento cuando los frutos se encuentran en el suelo bajo los árboles (de aquí en adelante “inicio del período de fructificación”, marzo de 2015, 48 h por árbol) y al final del período de fructificación cuando casi no hay frutos disponibles en el suelo (mayo de 2014, 48 h por árbol). La producción de frutos de *Prosopis* es muy variable entre los individuos de una población y entre años debido por ejemplo a la pérdida de flores por eventos de lluvia y viento intensos (Dalmasso y Anconetani 1993; Álvarez y Villagra 2009). Particularmente desde el año 2013 se ha observado un período de baja producción de frutos de la especie en la zona de estudio (Campos C. obs. pers.).

Como el objetivo es comparar el efecto del uso de la tierra por ganadería en la remoción de semillas por las especies de mamíferos silvestres, se excluyeron del análisis estadístico los datos de los árboles en los cuales las semillas habían sido removidas por animales domésticos (vaca y caballo) de los sitios con ganadería. Luego de haber excluido estos datos, el número final de trampas cámara colocadas al inicio del período de fructificación fue de 40 en el sitio protegido y 47 en el sitio con ganadería; y al final del período fue de 20 para el sitio protegido y 17 en el sitio con ganadería.

### 2.3.3 Análisis estadístico de los datos

La comparación de las coberturas de vegetación, suelo desnudo y mantillo entre los sitios con y sin ganadería se realizaron mediante el test no paramétrico de Wilcoxon. Este test permite la comparación de dos muestras para datos que no cumplen con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianzas (Bauer 1972).



Aquellas especies con un efecto desconocido en la dispersión de semillas de *Prosopis* (grupo "desconocido", ver Tabla 2.2) no fueron incluidas en el modelo debido a que fueron detectadas por un número bajo de trampas cámara.

El número total de semillas removidas por cada especie de mamífero, agrupando las visitas individuales de cada especie de frugívoro en cada uno de los árboles (variable respuesta), se consideró como un estimador del componente cuantitativo de la efectividad en la dispersión de semillas (Schupp *et al.* 2010, 2017). Las variables explicativas consideradas en el modelo fueron: sitio (con dos niveles: con ganadería y sin ganadería), tiempo de fructificación de *P. flexuosa* (con dos niveles: inicio y final) y grupo funcional [con tres niveles: depredador de semillas (DS), almacenador de semillas (AS) y dispersor por endozoocoria (DE)], y las interacciones entre las variables.

Para evaluar si la remoción de semillas por los mamíferos silvestres difirió entre los sitios (pregunta 1), entre las diferentes etapas del período de fructificación de *Prosopis* (pregunta 2) y entre los grupos funcionales de mamíferos en los dos sitios y durante las etapas de fructificación (pregunta 3), se ajustó un modelo lineal generalizado (GLM) con una estructura de errores de tipo Poisson (McCullagh y Nelder 1989). Debido a que se detectó una mayor cantidad de ceros de lo esperado para una distribución Poisson, se construyó un modelo mixto cero-inflado. Siguiendo la construcción y selección de modelos planteada por Zuur *et al.* (2009), se obtuvieron y compararon los valores de AIC (*Akaike Information Criterion*, Akaike 1981) de los modelos cero-inflado y cero-alterado (*hurdle*). Para modelos anidados, aquellos con  $\Delta AIC < 2$  se consideran modelos similares (Burnham y Anderson 1998). Ambos tipos de modelos fueron construidos con distribución de errores de tipo Poisson y distribución binomial negativa para corregir la sobredispersión de los datos. El modelo que finalmente se seleccionó fue el cero-alterado con distribución binomial negativa (Zeileis *et al.* 2008; Zuur *et al.* 2009). Para incorporar el posible efecto de pseudoreplicación entre las visitas de una especie de mamífero en cada árbol, la variable "árbol" fue incluida como factor aleatorio en el modelo (Zuur *et al.* 2009).

Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con el programa R 3.3.1 (R Development Team 2016). Se utilizaron la función `wilcox.test` del paquete `stats` para realizar la prueba no paramétrica Wilcoxon y la función `hurdle` del paquete `pscl` para la construcción del modelo cero-alterado (Zeileis *et al.* 2008).

## 2.4 Resultados

Las coberturas de suelo desnudo, mantillo y de los estratos medio y alto de vegetación difirieron entre los sitios protegido y con ganadería. No se encontraron diferencias significativas en la cobertura del estrato bajo de vegetación entre los sitios (Tabla 2.1).

Durante las 280 noches-trampas cámara (200 para el comienzo y 80 para el final del período de fructificación), el 65,4% ( $n= 24.315$ ) del total de las semillas ofrecidas ( $n= 37.200$ ) fue removido en ambos sitios únicamente por especies de mamíferos. Se registraron diez especies diferentes de animales, siendo *G. griseoflavus*, *M. australis* y *L. griseus* las especies registradas al menos una vez por el mayor número de trampas cámara (Tabla 2.2; Anexo 1). Los animales domésticos (resultados proporcionados sólo con fines informativos) removieron semillas de *Prosopis* de 16 árboles en total (Tabla 2.2); mientras que las vacas fueron registradas al inicio y al final del período de fructificación ( $26,54 \pm 8,4$  y  $21,75 \pm 15,83$ , respectivamente), los caballos fueron registrados solamente al inicio de la estación de fructificación ( $13,08 \pm 7,27$ ).

Con respecto a la primera pregunta del trabajo, el 69, 5% de las semillas ofrecidas fueron removidas en el sitio con ganadería y el 61% en el sitio sin ganadería. Considerando todas las especies de mamíferos frugívoros, no se encontraron diferencias en el número total de semillas removidas entre los sitios ( $z= -1,88$ ;  $p= 0,5$ ; Tabla 2.3). De acuerdo a las épocas de fructificación, el 64, 25% de las semillas ofrecidas fueron removidas al inicio del período de fructificación y el 67% al final del período. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número total de semillas removidas entre los períodos de fructificación ( $z= -1,91$ ;  $p= 0,5$ ; Tabla 2.3).

Sin embargo, el número de semillas de *Prosopis* removidas por los diferentes grupos funcionales de mamíferos fue diferente entre los sitios y los períodos de fructificación (Tabla 2.3). Los grupos de depredadores y almacenadores de semillas removieron más semillas que los dispersores por endozoocoria (Tablas 2.3 y 2.4; Figura 2.1). Considerando sólo los grupos con mayor remoción de semillas, el número total de semillas removidas por las especies depredadoras de semillas fue mayor al final del período y en el sitio sin ganadería. Mientras que, el número total de semillas removidas por el almacenador de semillas fue mayor durante el inicio del período de fructificación y en el sitio con ganadería (Tabla 2.3; Figura 2.1).

Tabla 2.1. Número medio  $\pm$  EE (error estándar) y comparación (Test de Wilcoxon) de las coberturas de vegetación, mantillo y proporción de suelo desnudo en los sitios con ganadería y sin ganadería.

| Variable de hábitat | Sitio con Ganadería | Sitio Sin ganadería | Test de Wilcoxon       |
|---------------------|---------------------|---------------------|------------------------|
| Suelo desnudo       | 0,43 $\pm$ 0,02     | 0,21 $\pm$ 0,01     | W = 609500, p < 0,0001 |
| Mantillo            | 0,57 $\pm$ 0,02     | 0,79 $\pm$ 0,01     | W = 390500, p < 0,0001 |
| Estrato bajo        | 0,28 $\pm$ 0,01     | 0,32 $\pm$ 0,01     | W = 483000, p = 0.09   |
| Estrato medio       | 0,21 $\pm$ 0,01     | 0,40 $\pm$ 0,02     | W = 408000, p < 0,0001 |
| Estrato alto        | 0,43 $\pm$ 0,02     | 0,26 $\pm$ 0,01     | W = 583500, p < 0,0001 |

Tabla 2.2. Listado de especies de mamíferos que removieron semillas de *Prosopis* y número de trampas cámara en las que se observó cada especie al menos una vez en los sitios con ganadería y sin ganadería durante el inicio y el final del período de fructificación. Los grupos funcionales (GF) son: DS (depredador de semillas), D ("desconocido"), DE (dispersor por endozoocoria) y AS (almacenador de semillas).

| Especies                         | GF | Número de trampas cámara | Con ganadería |       | Sin ganadería |       |
|----------------------------------|----|--------------------------|---------------|-------|---------------|-------|
|                                  |    |                          | Inicio        | Final | Inicio        | Final |
| <i>Akodon dolores</i>            | DS | 1                        | 0             | 0     | 0             | 1     |
| <i>Chaetophractus vellerosus</i> | D  | 7                        | 5             | 0     | 2             | 0     |
| <i>Conepatus chinga</i>          | D  | 1                        | 0             | 0     | 1             | 0     |
| <i>Ctenomys mendocinus</i>       | D  | 1                        | 0             | 0     | 1             | 0     |
| <i>Dolichotis patagonum</i>      | DE | 6                        | 4             | 0     | 2             | 0     |
| <i>Graomys griseoflavus</i>      | DS | 64                       | 16            | 11    | 21            | 16    |
| <i>Lycalopex griseus</i>         | DE | 24                       | 11            | 6     | 0             | 7     |
| <i>Microcavia australis</i>      | AS | 52                       | 27            | 6     | 16            | 3     |
| Vaca                             | DE | 13                       | 10            | 3     | -             | -     |
| Caballo                          | DE | 3                        | 3             | 0     | -             | -     |

Tabla 2.3. Resultados del modelo cero-alterado de semillas removidas por sitio (con ganadería y sin ganadería), durante el período de fructificación de *Prosopis* (inicio y final), por diferentes grupos funcionales (GF) de mamíferos silvestres terrestres (DS: depredador de semillas, DE: dispersor por endozoocoria, y AS: almacenador de semillas) y las interacciones entre las variables. EE= error estándar.

| Modelo ajustado      | Coefficiente      | Estimador | EE   | Valor z | Valor p          |
|----------------------|-------------------|-----------|------|---------|------------------|
|                      | Intercepto        | 5.46      | 0.16 | 32.19   | <b>&lt;0.001</b> |
|                      | Con Ganadería     | -0.37     | 0.19 | -1.88   | 0.05             |
|                      | Inicio            | -0.37     | 0.19 | -1.91   | 0.05             |
|                      | DE                | -0.65     | 0.36 | -1.80   | 0.07             |
|                      | AS                | -0.69     | 0.34 | -1.97   | <b>0.04</b>      |
| GF*tiempo + GF*sitio | DE: inicio        | 0.35      | 0.37 | 0.94    | 0.34             |
|                      | AS: inicio        | 1.87      | 0.55 | 3.37    | <b>0.0007</b>    |
|                      | DS: final         | 0.67      | 0.35 | 1.92    | <b>0.04</b>      |
|                      | DE: con ganadería | 0.69      | 0.37 | 1.88    | 0.05             |
|                      | AS: con ganadería | 0.78      | 0.29 | 2.64    | <b>0.008</b>     |
|                      | DS: Sin ganadería | 0.79      | 0.29 | 2.64    | <b>0.008</b>     |

Tabla 2.4. Número medio  $\pm$  EE de las semillas removidas y del número de visitas a los árboles de cada especie de mamífero; y número medio  $\pm$  EE de las semillas removidas en ambos sitios (con ganadería y sin ganadería) y en los dos momentos (inicio y final) durante el período de fructificación de *Prosopis*. Los grupos funcionales (GF) son= DS (depredador de semillas), AS (almacenador de semillas), DE (dispersor por endozoocoria) y D (“desconocido”).

| GF        | Especies                         | Semillas removidas | No.total de visitas | Con Ganadería   |                 | Sin ganadería |                |
|-----------|----------------------------------|--------------------|---------------------|-----------------|-----------------|---------------|----------------|
|           |                                  |                    |                     | Inicio          | Final           | Inicio        | Final          |
| <b>DS</b> | <i>Graomys griseoflavus</i>      | 14.42 $\pm$ 1.84   | 2.84 $\pm$ 0.39     | 7.32 $\pm$ 1.77 | 15.65 $\pm$ 3.8 | 21 $\pm$ 5    | 22 $\pm$ 3     |
|           | <i>Akodon dolores</i>            | 0.11               | 0.01                | 0               | 0               | 0             | 0.75           |
| <b>AS</b> | <i>Microcavia australis</i>      | 18.08 $\pm$ 2.56   | 1.61 $\pm$ 0.23     | 24 $\pm$ 4      | 10.7 $\pm$ 4.7  | 20 $\pm$ 5    | 3.34 $\pm$ 1.9 |
| <b>DE</b> | <i>Lycalopex griseus</i>         | 14.59 $\pm$ 3.35   | 0.32 $\pm$ 0.07     | 16 $\pm$ 5.5    | 26.5 $\pm$ 10   | 8 $\pm$ 4     | 12 $\pm$ 7     |
|           | <i>Dolichotis patagonum</i>      | 2.68 $\pm$ 1.16    | 0.09 $\pm$ 0.04     | 4.25 $\pm$ 2.27 | 0               | 3 $\pm$ 2     | 0              |
| <b>D</b>  | <i>Chaetophractus vellerosus</i> | 2.41 $\pm$ 1.13    | 0.06 $\pm$ 0.03     | 3.38 $\pm$ 1.71 | 0               | 3.38 $\pm$ 3  | 0              |
|           | <i>Conepatus chinga</i>          | 0.32               | 0.01                | 0               | 0               | 1.13          | 0              |
|           | <i>Ctenomys mendocinus</i>       | 0.32               | 0.01                | 0               | 0               | 1.13          | 0              |

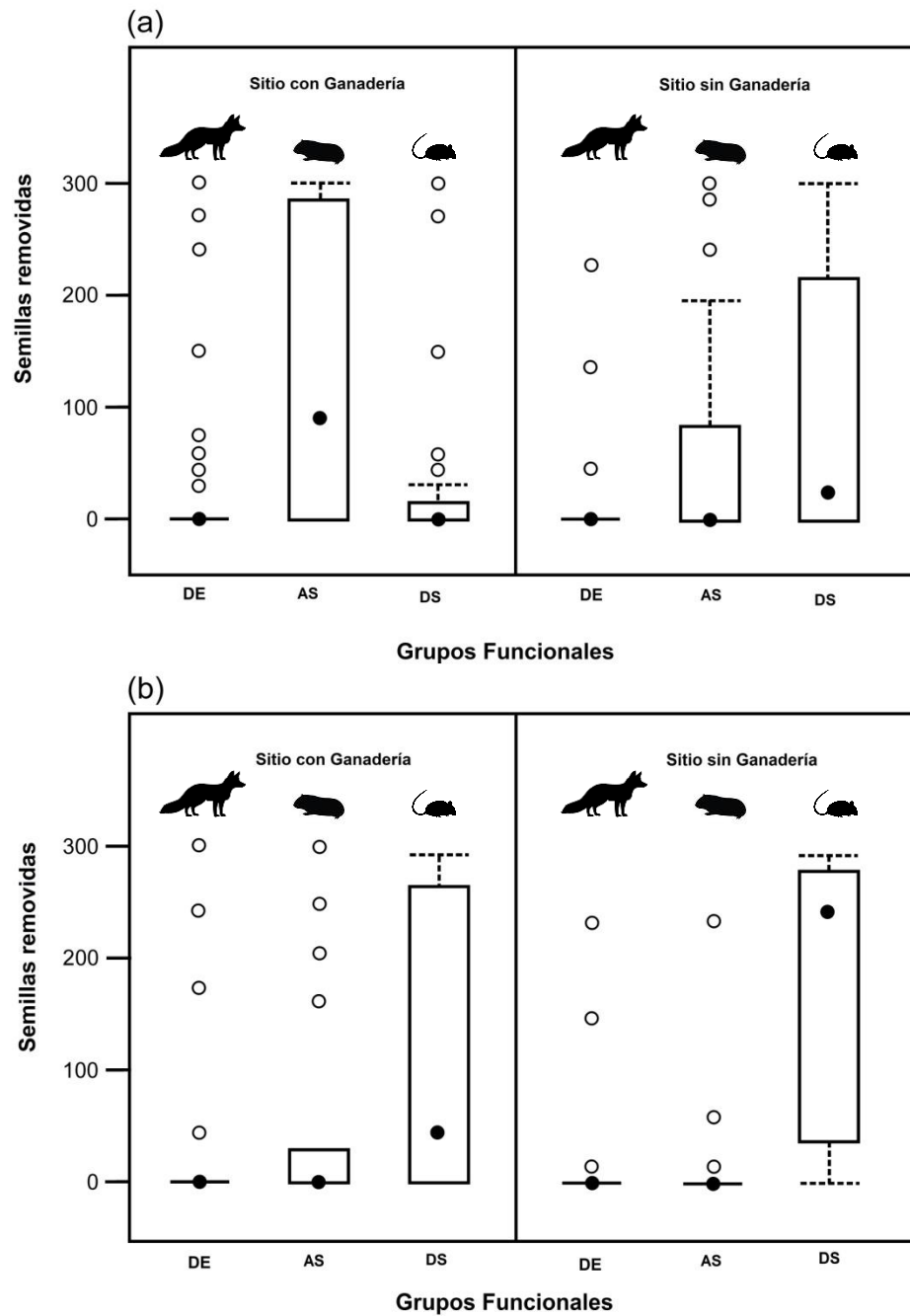


Figura 2.1. Box-plot de semillas removidas por los grupos funcionales de mamíferos en los sitios con ganadería y sin ganadería durante (a) el inicio y (b) el final del período de fructificación de *Prosopis*. Los grupos funcionales son: DE (dispersor por endozoocoria), AS (almacenador de semillas) y DS (depredador de semillas). Las siluetas de los animales incluidas en la figura son a modo ilustrativo de las especies que conforman los grupos funcionales.

## 2.5 Discusión

Las áreas protegidas y excluidas del ganado han servido como modelos útiles para evaluar los efectos del pastoreo y la recuperación de los sistemas naturales al pastoreo excesivo (Gardner 1950). En el área de estudio de esta Tesis (Reserva MaB Ñacuñán), la estrategia que se adoptó para conservar al bosque de *Prosopis* de la actividad ganadera, de la extracción de leña y de la caza de animales para subsistencia, fue delimitándola mediante alambrado (Roig 1971). Específicamente y considerando las predicciones planteadas, se esperaba una mayor remoción total de semillas por mamíferos nativos en el sitio sin ganadería y al final del período de fructificación. Sin embargo, aunque no se detectaron diferencias en la remoción total de semillas entre los sitios ni entre los períodos considerados, se encontraron diferencias en el número de semillas removidas por los distintos grupos funcionales de mamíferos silvestres de acuerdo a los períodos estudiados y a los sitios bajo diferentes usos de la tierra.

Comparando la metodología utilizada en este trabajo con la de estudios previos en los cuales se estimaban indirectamente las remociones de semillas de *Prosopis* a través de experimentos de exclusión que permitían o no el acceso de los animales de acuerdo al tamaño corporal (por ejemplo, Villagra *et al.* 2002; Campos *et al.* 2007), el uso de trampas cámara permitió claramente identificar a las especies de mamíferos que removieron los frutos, determinar el número de visitas a los árboles y también estimar el número de semillas de *Prosopis* removido por cada especie. Como resultado, se encontró que las especies registradas por el mayor número de trampas cámara (*G. griseoflavus*, *M. australis* y *L. griseus*, Tabla 2.2) son las que presentan el mayor número de visitas a los árboles y también las que removieron la mayor cantidad de semillas (Tabla 2.4). Las especies de mamíferos con una contribución "desconocida" en la dispersión de semillas de *Prosopis* fueron registradas por un menor número de cámaras que las especies de tamaño corporal pequeño (<100 g) y que las de tamaño mediano. Los animales de tamaño grande (vacas y caballos) fueron registrados por un número menor de trampas cámara que las especies de mamíferos pequeñas y medianas. Probablemente, si se utilizara un diseño experimental diferente, por ejemplo, dejando las trampas cámara activas durante un período de tiempo más prolongado y colocándolas en el suelo (en posición horizontal) debajo de la copa de los árboles en un año con alta producción de frutos de *Prosopis*, la estimación de la remoción de semillas por el ganado doméstico y por los animales silvestres de tamaño mediano aumentaría (ver por ejemplo, Galetti *et al.* 2015b). Sin embargo, también es posible que las trampas cámara instaladas debajo de los árboles

fallen en detectar la remoción de semillas por los roedores de tamaño corporal pequeño, los cuales son los principales removedores de semillas de *Prosopis*.

El papel de los roedores como responsables de una alta remoción de semillas ha sido previamente reportado en los Neotrópicos (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998; Iob y Vieira 2008). También se conoce que, en las tierras secas del mundo, los invertebrados y los roedores son los principales grupos removedores de semillas que actúan como depredadores o dispersores de semillas (Abramsky 1983; Linzey y Washok 2000; Marone *et al.* 2000; Kelt *et al.* 2004). En concordancia con los estudios previos, en este trabajo se encontró que los principales grupos funcionales de mamíferos que remueven semillas de *Prosopis* son roedores: dos especies de sigmodontinos (depredadores de semillas, *G. griseoflavus* y *A. dolores*) y una especie de roedor histicognato (almacenador de semillas, *M. australis*). La remoción de semillas por los mamíferos de tamaño mediano (*L. griseus* y *D. patagonum*) fue menor que la de los roedores. Debido a que el objetivo de este trabajo era evaluar la remoción de semillas por mamíferos silvestres terrestres, el diseño del experimento (es decir, ofrecer frutos enteros en lugar de semillas solas, y con un tiempo de exposición de 48 h) permitió evitar la remoción de semillas por hormigas, un grupo que incluye algunas especies (*A. lobicornis*, *A. striatus* y *P. bergi*) capaces de transportar semillas de *Prosopis* en el Monte Central (Milesi y López de Casenave 2004).

Los dispersores por endozoocoria tales como *L. griseus* y *D. patagonum* desempeñan un papel activo en la dispersión de semillas de *Prosopis* (Campos y Ojeda 1997; Campos *et al.* 2008). Sin embargo, ninguna de estas especies es un frugívoro estricto o depende exclusivamente de los frutos de *Prosopis* en su alimentación. Siguiendo con los requerimientos de hábitat de estas especies (hábitats abiertos; Jiménez *et al.* 2008; Rodríguez 2009), y a pesar de que la remoción de semillas por estos mamíferos no fue significativamente diferente entre los sitios en el presente estudio, se encontró una tendencia hacia un mayor número de árboles visitados (Tabla 2.2) y de semillas removidas (Tabla 2.3), particularmente por *L. griseus*, en el sitio con ganadería. Esta tendencia indica una mayor actividad de estas especies nativas en un área donde podrían verse más expuestas a riesgos derivados de las actividades humanas, por ejemplo, aumentando su vulnerabilidad a la presión de caza debido a su competencia por alimento con el ganado (Campos *et al.* 2001; Tabeni *et al.* 2013). Por otro lado, probablemente el bajo número de semillas removidas por *D. patagonum* en este estudio también pueda explicarse por una menor capacidad de detección de los frutos

ofrecidos en un corto tiempo de exposición (48 h) para estas especies de mamíferos medianos en comparación con la de los roedores pequeños.

Durante el inicio del período de fructificación de *Prosopis*, las especies depredadoras de semillas (*G. griseoflavus* y *A. dolores*) en el sitio sin ganadería y la especie que actúa como acumuladora de semillas (*M. australis*) en el sitio con ganadería fueron los principales grupos removedores de semillas. Siguiendo las predicciones planteadas, estos resultados podrían estar relacionados a los requisitos de hábitat de las especies. Estudios previos han demostrado que el pastoreo por grandes herbívoros provoca modificaciones del hábitat como la alteración de la biomasa y de la estructura de la vegetación con los consecuentes efectos sobre las poblaciones de mamíferos (Jones 2000; Flowerdew y Ellwood 2001; Foster *et al.* 2014). En el Monte Central, el principal depredador de semillas *G. griseoflavus* evita los hábitats abiertos y se asocia con parches de vegetación complejos en sitios con y sin pastoreo (Tabeni *et al.* 2007; Campos *et al.* 2016). Por su parte, *A. dolores*, se asocia a ambientes con alta densidad de gramíneas en el sitio no pastoreado (Tabeni y Ojeda 2005; Corbalán 2006). Por el contrario, *M. australis*, ocupa principalmente hábitats bajo pastoreo donde la estructura vegetal le permite construir sus colonias bajo las plantas con una estructura de tipo “paragua” (Tognelli *et al.* 1995). Los resultados aquí presentados también evidencian diferencias en la estructura del hábitat entre los sitios con diferente uso de la tierra, registrándose por ejemplo más cobertura de suelo sin vegetación (es decir zonas más abiertas) en el sitio con ganadería comparado al área sin ganadería.

A pesar del número diferente de árboles incluidos en el experimento en ambos períodos de fructificación considerados, al final del período el depredador de semillas fue el grupo que removió el mayor número de semillas. Esto podría estar relacionado con el aumento estacional en la abundancia poblacional de *G. griseoflavus* durante el otoño (Ojeda 1989; Corbalán y Ojeda 2004). Como una ventaja desde el punto de vista de las semillas, el momento en el que ocurre la caída máxima de frutos de *Prosopis* (verano) no coincide con el momento en que la población de su principal depredador de semillas es naturalmente más abundante (otoño). Por otro lado, un aspecto futuro a evaluar es la posible segregación temporal en la remoción de los frutos por parte de las diferentes especies de mamíferos silvestres en relación a su tamaño corporal (por ejemplo, animales de mayor tamaño corporal podrían acceder antes a los frutos que los animales de menor tamaño).

Es importante destacar que los resultados de este trabajo representan una temporada de producción baja de frutos de *P. flexuosa*, considerando la alta variabilidad interanual en el



tamaño de cosecha de esta especie de árbol (Dalmasso y Anconetani 1993). Sin embargo, la dinámica de la remoción de semillas por mamíferos descripta aquí podría variar en un año con mayor disponibilidad de frutos. En ese caso, los mamíferos podrían verse saciados ante una mayor oferta de frutos (Kelly y Sork 2002), situación que no fue encontrada en este trabajo. Futuras investigaciones en un año con mayor producción de frutos de *Prosopis* ayudarían a explicar la remoción de sus semillas en el contexto ecológico de mayor disponibilidad de frutos.

En resumen, las especies depredadoras de semillas removieron más cantidad de semillas en comparación a otras especies en el sitio sin ganadería y al final del período de fructificación, mientras que la especie que actúa como almacenadora de semillas removi6 más semillas en el sitio con ganadería y al inicio del período de fructificación. Por un lado, la exclusión de casi 50 años de los grandes herbívoros dentro del área protegida parece haber generado microhábitats más adecuados para los depredadores de semillas y causado la expulsión de mamíferos de tamaño mediano (Tabeni *et al.* 2013). Por otro lado, el pastoreo por ganado doméstico podría beneficiar la remoción de semillas por especies acumuladoras (Campos *et al.* 2017) y por mamíferos dispersores por endozoocoria. Sin embargo, un menor porcentaje de supervivencia de plántulas de *Prosopis* ha sido reportado en el área con ganadería en comparación al área protegida, probablemente debido al efecto del pisoteo por el ganado (Campos *et al.* 2011; Aschero *et al.* 2016). Como un primer abordaje en la remoción de semillas por mamíferos utilizando trampas cámara en el Monte Central, y desde la perspectiva de la planta (visión fitocéntrica), una sugerencia posible para aplicar en estos sitios sería mantener, en el área protegida, heterogeneidad de hábitats que aseguren la presencia de especies animales que desempeñan diferentes funciones (Campos *et al.* 2016), principalmente aumentando los hábitats requeridos por los dispersores de semillas. Esto podría implementarse como una estrategia de restauración activa en la Reserva, simulando la actividad de pastoreo de los herbívoros de gran porte, o, mediante la incorporación estacional de ganado. Finalmente, sería interesante evaluar en futuras investigaciones el destino de las semillas de *Prosopis* una vez que los frutos hayan sido removidos (componente cualitativo de la dispersión de semillas; Schupp *et al.* 2010), y estudiar la calidad de los sitios donde las semillas son depositadas para su germinación y el establecimiento de las plántulas (eficiencia de los dispersores; Bustamante *et al.* 1992; Schupp 1995).

## Capítulo III

### Interacciones planta-frugívoros entre bosques protegidos y pastoreados\*



\* **Miguel M. F.**, Tabeni S., Cona M. I. y Campos C. M. (2017). Secondary seed dispersal by mammals between protected and grazed semiarid woodland. *Forest, Ecology and Management*, doi: 10.1016/j.foreco.2018.03.056.

\* Tabeni S., **Miguel M. F.**, Campos C. M., y Cona M. I. (2017). Small mammal abundance and seed predation across boundaries in a restored-grazed woodland interface. *Restoration Ecology*, doi: 10.1111/rec.12600.

### 3.1 Resumen

La continuidad espacial de los hábitats contribuye a mantener los procesos ecológicos en paisajes modificados por actividades antrópicas. Los límites entre parches bajo diferente manejo pueden afectar las interacciones entre especies, como la dispersión de semillas, la cual es un proceso clave en los ecosistemas debido a que contribuye al reclutamiento de nuevas plantas. En este capítulo se evalúa la abundancia de roedores pequeños que actúan como depredadores de semillas y las interacciones entre plantas y frugívoros basado en un diseño experimental de diferentes distancias desde los bordes y hacia el interior de un área protegida y campos con ganadería. La abundancia de los roedores fue estimada mediante el uso de trampas de captura viva (Sherman) y las interacciones de frugivoría mediante trampas cámara. Se encontró que la abundancia de mamíferos pequeños, así como el número de visitas y de frutos removidos por los animales difieren entre las clases de distancia y entre las especies de mamíferos. Además, la cobertura de las variables de hábitat fue diferente de acuerdo a las distancias al borde. Por otro lado, las interacciones con especies animales dispersoras de semillas fueron más frecuentes en distancias más cercanas a los bordes y desde los bordes hacia los campos con ganadería. Por el contrario, las interacciones con especies depredadoras de semillas fueron más frecuentes en distancias más alejadas de los bordes y hacia ambas áreas, siguiendo su patrón de abundancia. Los resultados obtenidos sugieren que los dispersores de semillas podrían estar conectando sitios a diferentes escalas espaciales según las diferencias específicas de tamaño corporal y su capacidad de movimiento. El estudio de los límites entre parches de hábitat con un enfoque funcional contribuye a evaluar, por un lado, la sensibilidad de las especies a los bordes y, por el otro, su efecto sobre funciones ecológicas claves entre áreas protegidas y tierras circundantes bajo manejo antrópico.

### 3.2 Introducción

Los cambios en los usos de la tierra y sus efectos sobre los ecosistemas se han convertido en problemas desafiantes dentro del contexto de cambio ambiental global (Mayer *et al.* 2016). Actualmente, y debido a la expansión e intensificación en el uso de la tierra, las áreas protegidas quedan inmersas en paisajes antrópicamente modificados (Hansen y DeFries 2007). En particular, los bosques de tierras secas alrededor del mundo han sufrido modificaciones antrópicas relacionadas principalmente con la agricultura intensiva, el pastoreo por ganado doméstico y la tala de árboles (Fischer y Lyndenmayer 2007; Solé 2007). En este contexto, el establecimiento de reservas naturales se ha constituido como una estrategia efectiva para la conservación de los recursos forestales (Hobbs y Cramer 2008), aunque sus límites no hayan sido especialmente diseñados para permitir el flujo de nutrientes, recursos y organismos a través del paisaje (DeFries *et al.* 2007). Así, la delimitación de las áreas protegidas con alambrado ha sido la estrategia más aplicada en las tierras secas para conservar a las poblaciones y para evitar cualquier interacción con los agentes de perturbación que ocurren por fuera de los límites de las áreas protegidas (Durant *et al.* 2015). Debido a que los bordes imponen cambios en la estructura del hábitat, la transición de las variables ecológicas entre los parches puede ser gradual o abrupta dependiendo del contraste de esas características entre las áreas (por ejemplo, la estructura de plantas entre sitios diferentes; Cadenasso *et al.* 2003; López-Barrera *et al.* 2007). Sin embargo, las consecuencias de esa discontinuidad espacial (debido a la delimitación de los bordes) en la conservación de las especies y en las funciones de los ecosistemas siguen siendo escasamente exploradas (Hansen y DeFries 2007).

Los sitios bajo diferentes prácticas de uso de la tierra están limitados por bordes (es decir, zonas de contacto entre áreas espacialmente heterogéneas; Cadenasso *et al.* 2003) que pueden afectar a las interacciones entre especies, tales como la dispersión y la depredación de semillas (Cadenasso *et al.* 2003; López-Barrera *et al.* 2007). La dispersión de semillas es un proceso ecológico muy importante ya que es la única forma por la que las especies de plantas logran moverse en respuesta a cambios ambientales (Howe 2016). Durante el movimiento de un hábitat a otro, los animales pueden conectar diferentes parches transportando semillas (Cadenasso *et al.* 2003; Lundberg y Moberg 2003). En particular, la dispersión de semillas mediada por animales es una interacción de tipo mutualista que puede verse afectada por la fragmentación y las alteraciones en el paisaje, afectando en última instancia al reclutamiento

de nuevas plantas (Cordeiro y Howe 2003; Galetti *et al.* 2006). Se ha propuesto que las actividades antrópicas pueden afectar a la dispersión de semillas al alterar el número de visitas a las plantas con frutos, el número de frutos o semillas removidas y la distancia a la que las semillas son dispersadas (Markl *et al.* 2012).

Las visitas a las plantas con frutos y la remoción de frutos por parte de los animales son componentes de la Etapa de Dispersión o etapa de Interacción de la dispersión de semillas (Jordano y Schupp 2000; Schupp *et al.* 2017). Diferentes factores ecológicos influyen en la interacción entre plantas y frugívoros, tales como la estructura del hábitat, el vecindario circundante y el tamaño de cosecha (Jordano y Schupp 2000; Carlo 2005; Blendinger y Villegas 2011). Específicamente, los bordes pueden constituir barreras para los animales que transportan semillas, dependiendo de la naturaleza de los límites y de las características de las especies (como el tamaño corporal; Lidicker y Peterson 1999; Fahrig 2007). Por ejemplo, algunos bordes con poca cobertura vegetal pueden facilitar la ocupación por animales dispersores de semillas (por ejemplo, zorros y aves) promoviendo así la dispersión de las plantas (López-Bao y González-Varo 2011; Suárez-Esteban *et al.* 2013), mientras que bordes con una elevada cobertura vegetal y con una estructura compleja de vegetación (como por ejemplo los bordes de cultivos) pueden facilitar una mayor abundancia de roedores pequeños en comparación con el interior de los sitios (Hodara y Busch 2006; Gómez *et al.* 2011), aumentando así la depredación de semillas (Kollmann y Buschor 2002; Jacob *et al.* 2006; Baraibar *et al.* 2009).

En este capítulo se evaluarán dos variables de conectividad de un paisaje: la abundancia de mamíferos pequeños (<100 g; Cooney *et al.* 2015) y el proceso de dispersión de semillas (Cadenasso *et al.* 2003) de *P. flexuosa* mediado por animales desde el borde entre un área protegida y campos con ganadería adyacentes. *Prosopis flexuosa* es el árbol dominante en la comunidad del “algarrobal” y es una especie clave ya que modifica las propiedades del suelo (por ejemplo, se ha descrito una mayor concentración de materia orgánica y nitrógeno en el suelo debajo de la copa de los árboles que entre árboles; Rossi y Villagra 2003) y mantiene importantes interacciones ecológicas con especies de animales (como por ejemplo, polinización, depredación y dispersión de semillas; Aschero y Vázquez 2009; Campos y Velez 2015).

Utilizando un diseño experimental replicado combinando diferentes distancias, se analizaron los cambios en abundancia de mamíferos pequeños (<100 g) y la variación en la remoción de frutos y en las visitas a los árboles (como componentes de la Etapa de Dispersión

o etapa de Interacción de la dispersión de semillas; Jordano y Schupp 2000; Schupp *et al.* 2017) por las especies de frugívoros en relación con las distancias desde el borde entre un área protegida y campos con ganadería y hacia el interior de los sitios. La abundancia de mamíferos pequeños fue incorporada como una variable ecológica indicadora de cambios en el hábitat asociados a los bordes entre sitios bajo diferente manejo antrópico (Cooney *et al.* 2015), considerando que los roedores de tamaño pequeño son sensibles a los cambios ambientales a nivel de microhábitat (Tabeni *et al.* 2007). Debido a cuestiones logísticas de captura de animales, solamente se estimó la abundancia de las especies pequeñas del ensamble de animales frugívoros de *Prosopis* y no del resto de los mamíferos, aunque, las visitas de los frugívoros a las plantas (la frecuencia de la interacción) es considerado como un indicador de la abundancia de las poblaciones (Schupp *et al.* 2010).

El objetivo general de este capítulo de Tesis es analizar el efecto de los cambios de hábitat asociados a los límites entre un área protegida y campos con ganadería circundantes sobre la abundancia de mamíferos pequeños y sobre la Etapa de Interacción de la dispersión de semillas de *P. flexuosa*. Las preguntas abordadas en este capítulo son: los límites entre el área protegida y los campos con ganadería ¿están caracterizados por cambios en coberturas de hábitat?, si esto es así, ¿influyen los cambios en coberturas de hábitat en las interacciones planta-frugívoro? y, ¿existe algún patrón claro de remoción de frutos y de visitas de animales dispersores o depredadores de semillas desde los límites y hacia el interior de los sitios? Los objetivos específicos del capítulo son: caracterizar y comparar la estructura del hábitat a través de una serie de distancias desde el borde; comparar la ocurrencia y la abundancia de especies de mamíferos pequeños en las diferentes distancias desde el borde; cuantificar el número de frutos removidos y el número de visitas a los árboles por las especies de mamíferos y, finalmente, comparar el número de frutos removidos y el número de visitas a los árboles entre las diferentes distancias de borde estudiadas.

La hipótesis general del capítulo es que el borde entre el área protegida y los campos con ganadería está asociado a cambios en la cobertura del hábitat que son percibidos en forma diferente por los animales silvestres, lo cual afecta a su abundancia y a las interacciones de tipo planta-frugívoros. En consecuencia, la contribución potencial de los animales silvestres como conectores del área protegida y de los sitios pastoreados dependerá del uso de hábitat y del rol funcional de las especies en la dispersión de semillas de *Prosopis* (es decir, si son dispersores o depredadores de semillas).

### 3.3 Materiales y métodos

#### 3.3.1 Diseño experimental: trampas Sherman y trampas cámara

Los límites entre el área protegida (Reserva MaB Ñacuñán) y los sitios con ganadería circundantes corresponden a caminos abiertos y no pavimentados a los cuales se los mantiene sin vegetación debido a que funcionan como “estructuras cortafuego” (ancho medio de 9 m). En estas zonas de límites entre sitios bajo diferentes manejos se seleccionaron seis localizaciones diferentes (Figura 3.1). En cada localización, separadas por una distancia mínima de 1 km, se estableció una transecta lineal perpendicular a los límites, que consistió en seis distancias diferentes desde el borde y hacia el interior de las áreas. A lo largo de cada transecta, tres distancias fueron delimitadas dentro del área protegida y tres dentro de los campos ganaderos (0m, 100m y 300m, n estaciones totales = 36, Figura 3.2). El experimento incluyendo un diseño pareado de trampas de captura viva y trampas cámara se realizó en dos momentos, durante abril de 2015 y abril de 2016, después de que ocurre la caída de los frutos de *Prosopis*.

En cada una de las distancias se seleccionó un árbol adulto focal de *P. flexuosa* a partir del cual se delimitó una línea de trampeo que comprendía 25 trampas en intervalos de 10 m paralela al borde entre el área protegida y los campos con ganadería (Figura 3.2). Una línea de trampeo de 250 m es consistente con el área de uso de algunas especies de roedores pequeños en el sitio (30 m de diámetro; Spirito 2015). La abundancia de los mamíferos pequeños fue estimada por un total de 900 trampas de captura viva tipo Sherman (25 trampas por línea de trampeo por 36 estaciones de trampeo) desde el borde y hacia el interior de los sitios. Las trampas fueron cebadas con avena y aceite vegetal y permanecieron abiertas durante la noche por un período de cuatro días consecutivos, completando un total de 3.600 noches-trampa para los dos años de trampeo. Las trampas fueron revisadas en la mañana (por cuatro días consecutivos durante los dos períodos de muestreo) y los animales capturados fueron marcados e identificados a nivel de especie antes de ser liberados en el mismo lugar donde habían sido capturados. El marcado de los individuos consistió en el corte de falanges para permitir la identificación de los individuos en las posibles recapturas (Blair 1941; Powell y Proulx 2003). Con lo cual se pudo determinar claramente qué individuos habían sido previamente capturados en cada una de las distancias de borde evaluadas y de qué sitio provenían (es decir, del área protegida y/o campos con ganadería).

Sobre el árbol adulto focal seleccionado previamente en cada una de las distancias, se colocó una trampa cámara (Moultrie M-990i) para identificar las especies de animales que visitaban el árbol y removían los frutos. Bajo la copa del árbol focal, se colocó un grupo de 20 frutos maduros de *Prosopis*. Las estaciones fueron chequeadas todos los días (por cuatro días consecutivos durante los dos períodos de muestreo) y, cuando se detectaba que los animales habían consumido todos los frutos (para poder identificar árboles y distancias en los que la remoción de frutos puede ocurrir a tasas diferentes), se ofrecía un nuevo grupo de 20 frutos (de aquí en adelante, evento de reposición de frutos). El número total de trampas cámara utilizadas fue de 36 y el esfuerzo de noches- trampas cámara fue de 144 (36 trampas cámara por 4 noches- trampas cámara). Cada cámara estuvo activa durante cuatro noches y días consecutivos (96 h) durante los dos períodos de muestreo, totalizando 3.456 horas de operación (36 trampas cámara por 96 h por cámara).

Todas las trampas cámara fueron configuradas en modo de “detección de movimiento”, tomando tres fotografías consecutivas una vez que se haya activado por movimiento. Se estableció el tiempo entre los tres disparos de 30 s y con alta sensibilidad de captura para detectar especies de mamíferos pequeños. Las cámaras se colocaron aproximadamente a 1,5 m sobre el suelo. Las especies de animales fueron identificadas por el color del pelaje, la longitud de la cola y del cuerpo y otras características específicas (Ojeda 1989; Braun y Ojeda 2000; Giannoni *et al.* 2001; Tognelli *et al.* 2001).



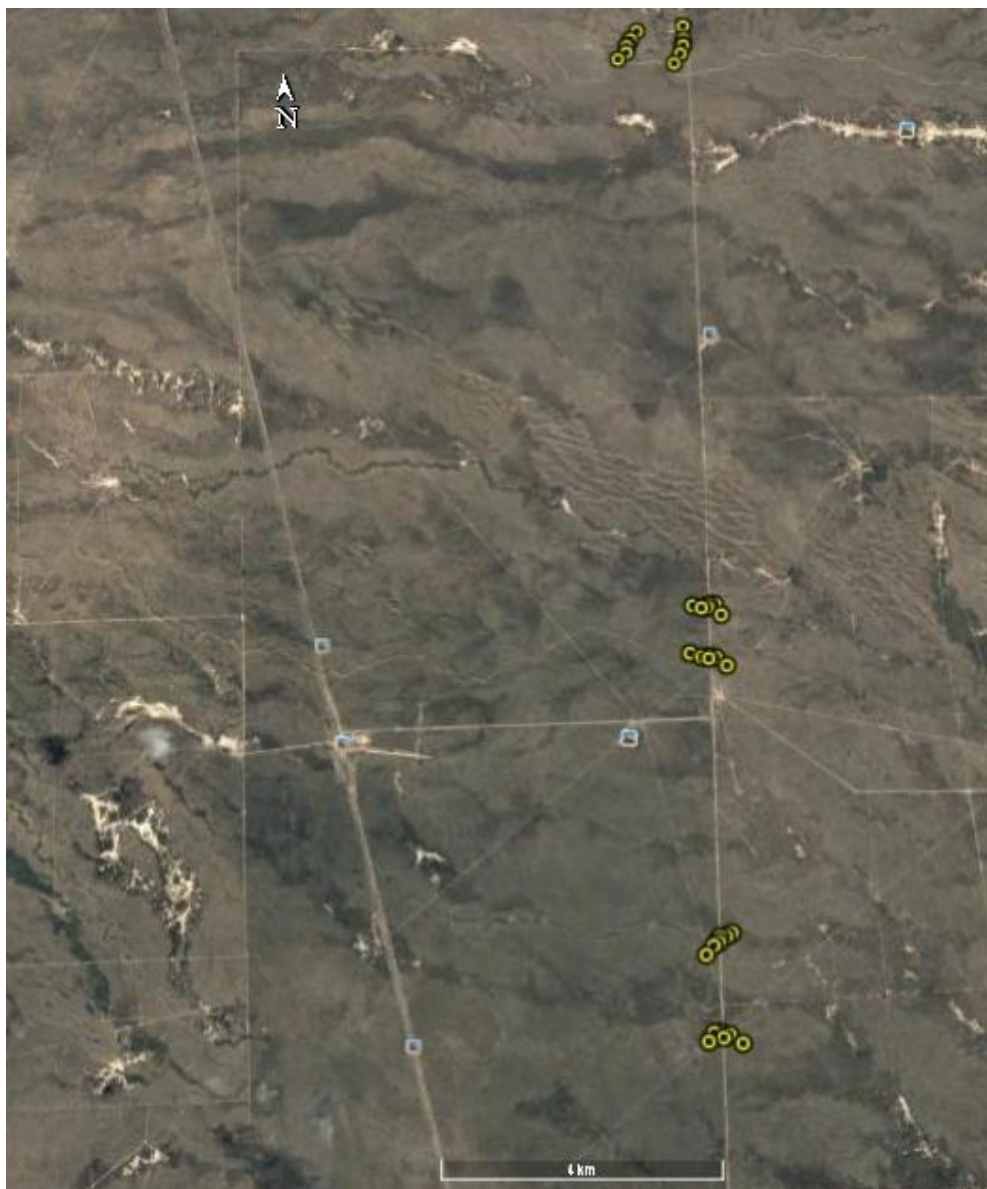


Figura 3.1. Imagen satelital mostrando la ubicación de las seis localizaciones donde fueron delimitadas las transectas (puntos amarillos) perpendiculares a los bordes entre el área protegida (Reserva MaB Ñacuñán) y los campos con ganadería circundantes. Imagen satelital obtenida de Google Maps.

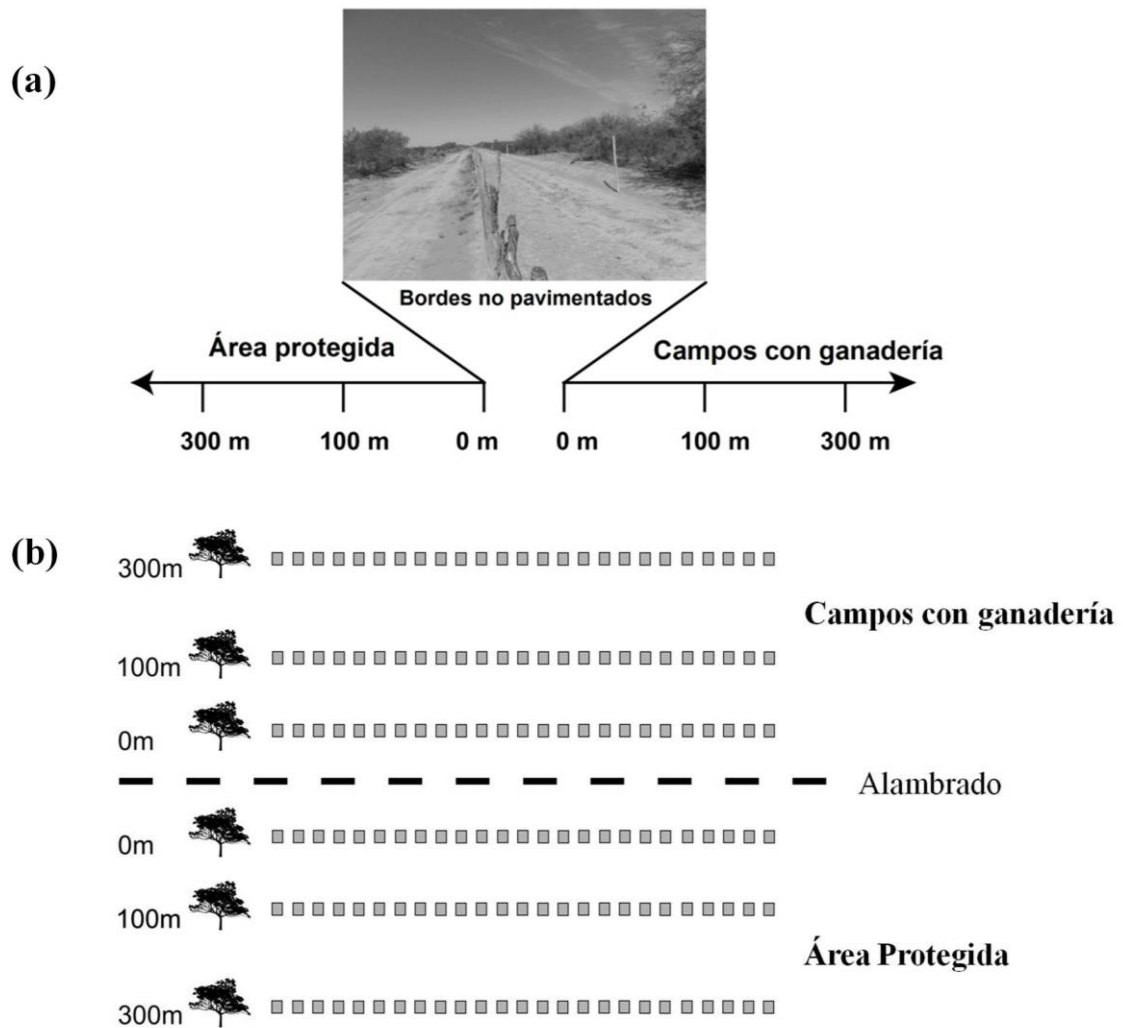


Figura 3.2. Diseño de muestreo desde los bordes entre el área protegida y los campos con ganadería aledaños. (a) Esquema que representa las distancias desde los bordes abiertos no pavimentados (límites) y hacia el interior de las áreas (0 m, 100 m y 300 m; n de repeticiones= 6, n estaciones totales= 36). (b) Diagrama mostrando la ubicación de las estaciones de muestreo, trampas cámara sobre árboles focales de *Prosopis* (siluetas de árboles) y trampas de captura viva (rectángulos grises; 25 trampas por distancia en intervalos de 10 m) en cada distancia considerada (0 m, 100 m y 300 m) desde el borde y hacia el interior de las áreas.

### 3.3.2 Estructura del hábitat

Para describir la estructura del hábitat en cada distancia a través del borde entre el área protegida y los campos con ganadería, se utilizaron 25 cuadrados de 4 m<sup>2</sup> (n= 900)

coincidentes con las trampas de captura viva. Los cuadrados se ubicaron cada 10 m, a partir de cada árbol focal de *Prosopis*, y a lo largo de una transecta lineal de 250 m de longitud perpendicular a la transecta de distancias (número de transectas totales = 36). Dentro de cada cuadrado, se cuantificó la cobertura de árboles, arbustos, gramíneas, mantillo y suelo desnudo. Se estimó la proporción de cada tipo de cobertura dividiéndola por la suma de la cobertura total registrada en cada cuadrado.

### 3.3.3 *Análisis estadístico de los datos*

Para describir la estructura de la vegetación a través del límite entre los sitios protegidos y con ganadería (Cadenasso y Pickett 2000; Kollmann y Buschor 2002), se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney para comparar la cobertura de las variables de hábitat entre los usos de la tierra (área protegida y campos con ganadería) y la prueba de Kruskal-Wallis, con la prueba post-hoc de Wilcox con corrección de Holm ( $p < 0,05$ ), para comparar la cobertura de las variables de hábitat entre las distancias dentro de cada uno de los usos de la tierra y entre las clases de distancia a lo largo del borde (Zar 1996).

Se analizó si la abundancia total de mamíferos pequeños y el número de visitas y de frutos removidos variaban con las diferentes distancias desde el borde y hacia el interior de los sitios. Debido a que las variables respuesta de los modelos corresponden a conteos (tanto de abundancia como de interacción), se realizaron modelos mixtos cero-inflados con estructura de distribución de errores de tipo Poisson (Zeileis *et al.* 2008; Zuur *et al.* 2009). El signo de los parámetros con efectos significativos se utilizó para interpretar los resultados (McCulloch y Searle 2001; Bolker *et al.* 2009).

Por un lado, para examinar si la abundancia total de mamíferos variaba con la distancia y con las diferentes variables locales de hábitat, se construyó un modelo considerando los tipos de usos de la tierra (con dos niveles: área protegida y campos con ganadería), distancias (con tres niveles: 0 m, 100 m y 300 m) y todas las variables de hábitat (coberturas de árboles, arbustos, gramíneas, suelo desnudo y mantillo) como variables explicativas. Se construyeron modelos con diferentes combinaciones de variables de hábitat y se seleccionó el modelo con el menor valor de AIC (*Akaike Information Criterion*, Akaike 1981). Antes de ajustar los modelos, se comprobó la colinealidad entre las variables de hábitat y como ninguno de los pares de correlación obtenidos tenían una magnitud mayor a  $\pm 0.5$  (Booth *et al.* 1994; Zar 1996), todas las variables fueron incluidas en el modelo. Debido a la

estructura jerárquica del diseño experimental, se construyeron modelos mixtos anidando las líneas de trampeo en las distancias y las trampas en las líneas de trampeo (McCulloch y Searle 2001). Para la especie de roedor generalista y más abundante, *Graomys griseoflavus*, se construyeron modelos separados, evaluando los efectos de la distancia y las variables de hábitat en su abundancia.

Por otro lado, se ajustaron modelos mixtos para comparar tanto el número de frutos de *Prosopis* removidos como el número de visitas a los árboles por las especies de mamíferos (variables respuesta) entre las distancias a través del borde. Las variables explicativas utilizadas en los modelos fueron: distancia desde el borde y especies de mamíferos (con cuatro niveles, *Microcavia australis*, *Lycalopex griseus*, *Graomys griseoflavus* y *Akodon dolores*). También se analizó la interacción entre la distancia y las especies de mamíferos. Para representar la estructura jerárquica del diseño de muestreo, se construyeron los modelos mixtos anidando las réplicas de las trampas cámara en las diferentes distancias y los eventos de reposición de frutos en las réplicas de trampas cámara (McCulloch y Searle 2001). Se confeccionaron modelos mixtos cero-inflados para cada una de las cuatro especies que removieron el mayor número de frutos y que presentaron el mayor número de visitas a los árboles. Debido al bajo tamaño de las muestras no se ajustaron modelos separados para las otras especies de frugívoros registradas en las trampas cámara (ver Tabla 3.4).

Para comparar el número de frutos removidos por las cuatro especies de mamíferos, se construyeron modelos estadísticos separados utilizando como variables explicativas las distancias desde el borde y las variables de hábitat (cobertura de árboles, arbustos, gramíneas y suelo desnudo expresados como proporciones). Para la construcción de estos modelos se comprobó la colinealidad entre las variables de hábitat, y no fueron incluidos en los modelos aquellos pares de correlación con una magnitud mayor a  $\pm 0.5$  (Booth *et al.* 1994; Zar 1996).

Todos los análisis y gráficos se realizaron utilizando el programa R, v. 3.2.5 y v. 3.4.1 (R Development Core Team 2016, 2017). Se utilizaron la función `kruskal.test` de la librería `stats` para realizar los análisis de estructura de hábitat y la función `zeroinfl` de la librería `pscl` para la construcción de los modelos cero-inflados (Zeileis *et al.* 2008).

Además, para representar el número de detecciones independientes de cada especie de mamífero registrado por las trampas cámara se usó la función `detectionMaps` del paquete `camtrapR` (Niedballa *et al.* 2016). Al graficar mapas de registros de especies, esta función permite una clara visualización de las detecciones de las especies en las diferentes estaciones de trampas cámara. Los mapas de detección se construyeron considerando la ubicación

espacial de cada trampa cámara y el número total de detecciones independientes por especie en cada cámara (número de visitas). La función `detectionMaps` utiliza dos entradas de datos, denominadas `recordTable` y `CTtable`. La primera incluye principalmente los datos de registros de especies y la segunda contiene la localización de las trampas cámara (Niedballa *et al.* 2016).

### 3.4 Resultados

La cobertura de gramíneas, árboles y mantillo difirió entre cada uso de la tierra ( $U = 21,16$ ,  $n = 450$ ,  $p = 0,02$ ;  $U = 19,1$ ,  $n = 450$ ,  $p = 0,0002$ ;  $U = 21,56$ ,  $n = 450$ ,  $p = 0,0009$ , respectivamente). La cobertura de gramíneas en el área protegida disminuyó desde el borde y hacia el interior del área y en los campos ganaderos aumentó desde el borde y hacia el interior. La cobertura de los árboles mostró una tendencia opuesta a la de la cobertura de gramíneas, aumentando en el área protegida desde el borde y hacia el interior del área y disminuyendo en los campos ganaderos desde el borde y hacia el interior, aunque las diferencias significativas en cobertura se registraron solamente entre distancias dentro del área protegida (ver debajo). La cobertura de mantillo siguió un mismo patrón de cobertura en ambos lados del borde, con la mayor cobertura en las distancias intermedias (100 m, Figura 3.3). La proporción de suelo desnudo fue mayor en los campos ganaderos que en el área protegida (Tabla 3.1). La cobertura de todas las variables de hábitat medidas difirió entre las distancias a través del borde. La proporción de suelo desnudo ( $H_{AP} = 13,24$ ,  $p = 0,0013$ ;  $H_{CG} = 62,29$ ,  $p < 0,0001$ ) y la cobertura de mantillo ( $H_{AP} = 16,92$ ,  $p = 0,0002$ ;  $H_{CG} = 13,21$ ,  $p = 0,0013$ ) fueron diferentes entre las distancias en ambos usos de la tierra, mientras que la cobertura de árboles difirió entre las distancias sólo en el área protegida ( $H_{AP} = 6,22$ ,  $p = 0,003$ ;  $H_{CG} = 3,92$ ,  $p = 0,06$ ; Tabla 3.1).

Un total de 242 individuos pertenecientes a cinco especies fueron capturados durante las 3.600 noches- trampa (Tabla 3.2). Solamente el 1,65% del número total de individuos fue recapturado (4 recapturas de un total de 242 individuos) en distancias a ambos lados del borde, lo que indica una muy baja frecuencia de cruce de los mamíferos pequeños entre las áreas bajo diferentes usos de la tierra (Tabla 3.2). El número de individuos recapturados entre las distancias dentro de cada área fue también notablemente bajo, con una sola recaptura, de *G. griseoflavus*, entre los 100 m y 300 m dentro del área protegida.

En general, cada especie presentó una respuesta diferente a la distancia. Para *G. griseoflavus*, la especie más abundante del ensamble, su mayor abundancia se registró a los 100 m dentro del área protegida, mientras que *A. dolores* fue más abundante lejos del borde y dentro de los campos con ganadería. Por otro lado, *Eligmodontia typus* mostró abundancias similares a ambos lados del borde, aunque ligeramente más altas (no estadísticamente significativas) en distancias más cercanas al borde. *Calomys musculinus* fue más abundante a los 300 m dentro del área protegida y *Thylamys pallidior* mostró una mayor abundancia dentro de los campos con ganadería, aunque distribuida homogéneamente a lo largo de las distancias (Tabla 3.2). A los 100 m dentro del área protegida se registró el mayor número de capturas (Tabla 3.2). Los modelos mostraron que el suelo desnudo y el mantillo fueron las variables de hábitat que mejor explicaron la abundancia total de mamíferos pequeños a través del borde ( $z = -3,56$ ,  $p < 0,0001$ ;  $z = -1,5$ ,  $p = 0,009$ , respectivamente; Tabla 3.3). El modelo a nivel de especie indicó que la abundancia de *G. griseoflavus* disminuyó con la distancia hacia el interior de los campos con ganadería, siendo el aumento en la proporción de suelo desnudo la variable que mejor explicó esta respuesta ( $z = -3,03$ ,  $p = 0,0003$ ; Tabla 3.3).

El número de eventos de reposición de frutos no difirió entre las áreas con diferentes usos de la tierra ( $U = 349$ ,  $n = 18$ ,  $p = 0,56$ ) ni entre las distancias a través del borde ( $H = 1,30$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0,45$ ;  $H = 3,03$ ,  $n = 6$ ,  $p = 0,13$ ). Se obtuvieron un total de 21.045 fotografías, en las cuales se registraron 11 especies de mamíferos nativos terrestres, cuatro especies sólo visitaron los árboles de *Prosopis* sin remover frutos, mientras que siete especies removieron frutos de *Prosopis* (Tabla 3.4).

Tres de las especies capturadas con las trampas Sherman fueron detectadas por las trampas cámara removiendo frutos de *Prosopis* (*G. griseoflavus*, *A. dolores* y *C. musculinus*; Tabla 3.4). El número total de frutos removidos por los mamíferos difirió entre las distancias ( $z = -4,57$ ,  $p < 0,0001$ ). Además, los modelos mostraron diferencias en el número de frutos removidos por las especies, con *M. australis* y *L. griseus* removiendo el mayor número de frutos (Tabla 3.5). La interacción entre la distancia y las especies de mamíferos también fue significativa. *Microcavia australis* removió el mayor número de frutos de *Prosopis* en las distancias de 0 m, *L. griseus* removió el mayor número de frutos en la distancia de 100 m dentro de los campos con ganadería, *G. griseoflavus* en la distancia 100 m dentro del área protegida y en la distancia 300 m de los campos con ganadería y *A. dolores* removió el mayor número de frutos a los 300 m de los campos con ganadería (Figura 3.5). El número de frutos removidos por *M. australis* estuvo relacionado positivamente con el suelo desnudo, la

cobertura de arbustos y gramíneas ( $z = 1,29$ ,  $p = 0,004$ ;  $z = 1,27$ ,  $p = 0,02$ ;  $z = 1,28$ ,  $p = 0,01$ , respectivamente). En cambio, la remoción por *L. griseus* estuvo relacionada negativamente con la variable suelo desnudo, y las coberturas de arbustos y gramíneas ( $z = -9,58$ ,  $p < 0,0001$ ;  $z = -8,36$ ,  $p < 0,0001$ ;  $z = -7,64$ ,  $p < 0,0001$ , respectivamente). El número de frutos de *Prosopis* removidos por *G. griseoflavus*, sólo fue explicado por la cobertura de árboles ( $z = 3,37$ ,  $p = 0,001$ ). Contrariamente a lo que se encontró para las otras especies de mamíferos, ninguna de las variables del hábitat explicó significativamente el número de frutos removidos por *A. dolores*. De acuerdo a la frecuencia de las interacciones, el número de visitas de las especies de mamíferos a los árboles de *P. flexuosa* varió con las distancias ( $z = -8,47$ ,  $p < 0,0001$ ) y con las especies de frugívoros. *Microcavia australis*, seguido por *G. griseoflavus*, fueron los frugívoros con los mayores números de visitas registradas a los árboles (Tabla 3.5; Figura 3.6).

Tabla 3.1. Coberturas de variables de hábitat y comparaciones de Kruskal-Wallis a través del borde entre el área protegida y los campos con ganadería en diferentes distancias (0 m, 100 m y 300 m) desde el borde y hacia el interior de las áreas. Los datos son medias  $\pm$  1 error estándar (EE) representados como proporciones.

| Variable de hábitat | Área Protegida  |                 |                 | Campos con ganadería |                 |                 | Test de Kruskal |         |
|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------|
|                     | 0 m             | 100 m           | 300 m           | 0 m                  | 100 m           | 300 m           | Chi-cuadrado    | p valor |
| Árbol               | 0,03 $\pm$ 0,01 | 0,04 $\pm$ 0,01 | 0,08 $\pm$ 0,01 | 0,11 $\pm$ 1         | 0,09 $\pm$ 1    | 0,05 $\pm$ 1    | 29,89           | <0,0001 |
| Arbusto             | 0,37 $\pm$ 0,02 | 0,39 $\pm$ 0,01 | 0,36 $\pm$ 0,01 | 0,35 $\pm$ 2         | 0,42 $\pm$ 2    | 0,35 $\pm$ 1    | 19,40           | 0,002   |
| Gramíneas           | 0,16 $\pm$ 0,01 | 0,13 $\pm$ 0,01 | 0,12 $\pm$ 0,01 | 0,08 $\pm$ 1         | 0,12 $\pm$ 1    | 0,19 $\pm$ 1    | 51,44           | <0,0001 |
| Suelo desnudo       | 0,18 $\pm$ 0,01 | 0,13 $\pm$ 0,01 | 0,18 $\pm$ 0,01 | 0,24 $\pm$ 2         | 0,09 $\pm$ 1    | 0,20 $\pm$ 2    | 82,54           | <0,0001 |
| Mantillo            | 0,17 $\pm$ 0,01 | 0,23 $\pm$ 0,01 | 0,17 $\pm$ 0,01 | 0,15 $\pm$ 0,01      | 0,21 $\pm$ 0,01 | 0,14 $\pm$ 0,01 | 40,10           | <0,0001 |

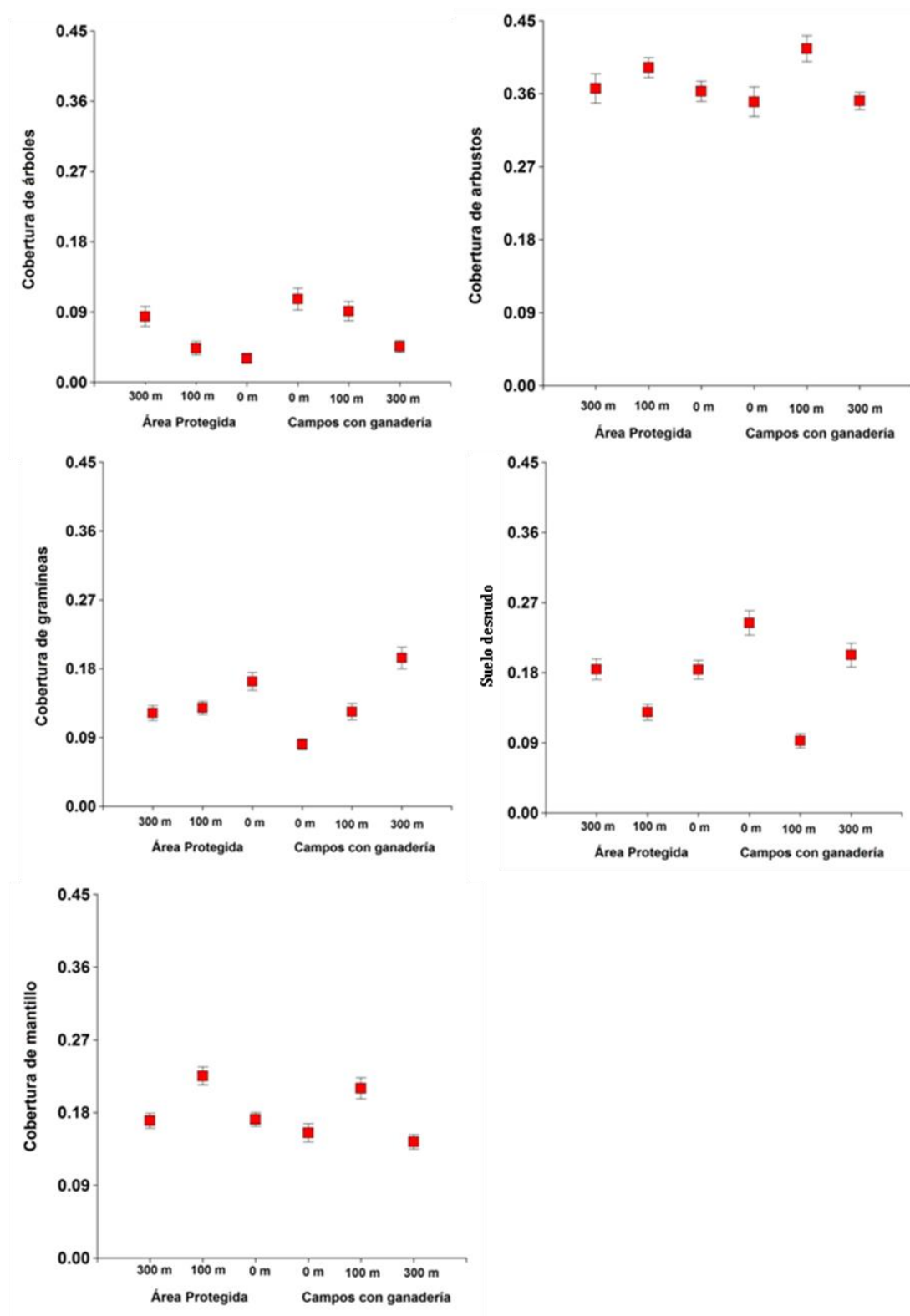


Figura 3.3. Coberturas de variables de hábitat (árboles, arbustos, gramíneas, suelo desnudo y mantillo) en las diferentes distancias (0m, 100m y 300m) desde los bordes que separan el área protegida y los campos con ganadería. Los datos son medias  $\pm$  EE representados como proporciones.



Tabla 3.2. Número total de capturas para cada especie entre el área protegida y los campos con ganadería a tres diferentes distancias (0 m, 100m y 300 m) desde el borde y hacia el interior de las áreas, y número de recapturas de un mismo individuo hacia ambos lados del borde.

| Especies de roedores        | Capturas<br>totales | Área Protegida |      |      | Campos con<br>ganadería |      |      | Nº recapturas a<br>ambos lados |
|-----------------------------|---------------------|----------------|------|------|-------------------------|------|------|--------------------------------|
|                             |                     | 0m             | 100m | 300m | 0m                      | 100m | 300m |                                |
| <i>Graomys griseoflavus</i> | 136                 | 25             | 46   | 20   | 22                      | 14   | 9    | 1                              |
| <i>Akodon dolores</i>       | 41                  | 3              | 6    | 10   | 3                       | 3    | 16   | 0                              |
| <i>Eligmodontia typus</i>   | 33                  | 8              | 3    | 7    | 9                       | 1    | 5    | 3                              |
| <i>Calomys musculus</i>     | 17                  | 3              | 3    | 7    | 1                       | 3    | 0    | 0                              |
| <i>Thylamys pallidior</i>   | 15                  | 0              | 1    | 2    | 5                       | 4    | 3    | 0                              |
| Total                       | 242                 | 39             | 59   | 46   | 40                      | 25   | 33   | 4                              |

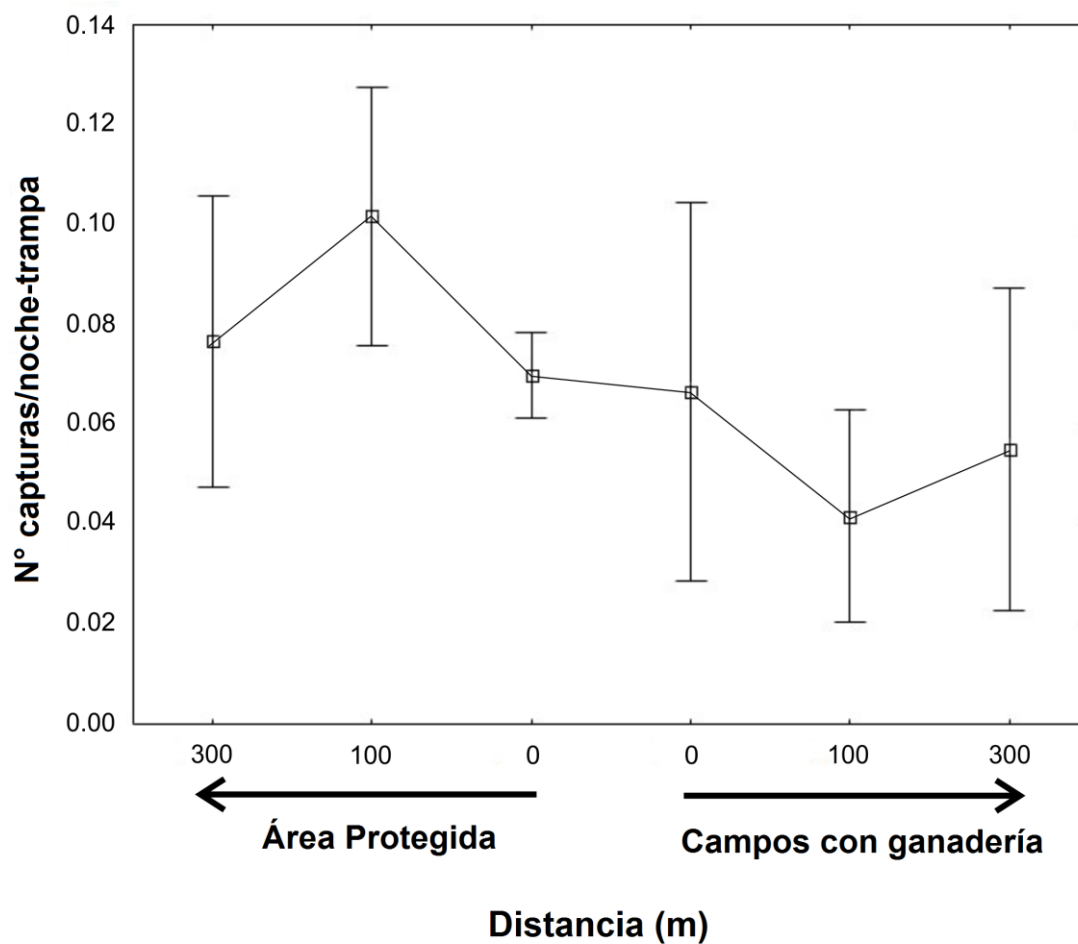


Figura 3.4. Capturas de mamíferos pequeños por noche-trampa en diferentes distancias (0m, 100m y 300m) desde el borde y hacia el interior del área protegida y los campos con ganadería. Los datos son medias  $\pm$  EE de 150 trampas de captura viva (Sherman) para cada distancia considerada (n trampas= 900).

Tabla 3.3. Resultados de modelos mixtos cero-inflados con estructura de errores de tipo Poisson analizando la abundancia total de mamíferos pequeños y la abundancia de *Graomys griseoflavus* en diferentes distancias (0 m, 100 m y 300 m) desde el borde y hacia el interior del área protegida y los campos con ganadería y en función de variables de hábitat. AP = área protegida; Cg = campos con ganadería. EE: error estándar.

| Modelo ajustado                      | Efecto        | Estimado | EE   | Valor z | Valor p |
|--------------------------------------|---------------|----------|------|---------|---------|
| Abundancia total                     | Intercepto    | 0.75     | 0.34 | 2.17    | 0.02    |
|                                      | AP 0m         | -0.93    | 0.45 | -2.07   | 0.03    |
|                                      | AP 300m       | -0.97    | 0.5  | -1.94   | 0.05    |
|                                      | Cg 0m         | -1.47    | 0.46 | -3.2    | 0.001   |
|                                      | Cg 100m       | -1.67    | 0.49 | -3.38   | 0.0007  |
|                                      | Cg300m        | -1.14    | 0.51 | -2.23   | 0.02    |
|                                      | suelo desnudo | -3.56    | 0.64 | -5.49   | <0.0001 |
|                                      | mantillo      | -1.5     | 0.57 | -2.6    | 0.009   |
| Abundancia de <i>G. griseoflavus</i> | Intercepto    | 0.25     | 0.38 | 0.66    | 0.5     |
|                                      | AP 0m         | -1.47    | 0.54 | -2.69   | 0.007   |
|                                      | AP 300m       | -1.11    | 0.63 | -1.76   | 0.07    |
|                                      | Cg 0m         | -1.86    | 0.55 | -3.37   | 0.0007  |
|                                      | Cg 100m       | -2.28    | 0.62 | -3.64   | 0.0002  |
|                                      | Cg 300m       | -1.86    | 0.72 | -2.57   | 0.009   |
|                                      | suelo desnudo | -3.03    | 0.84 | -3.6    | 0.0003  |

Tabla 3.4. Lista de especies registradas por las trampas cámara (sin diferenciar entre los sitios muestreados). Algunas especies removieron frutos de *Prosopis* (R), mientras que otras sólo visitaron los árboles (V). Los datos son medias  $\pm$  EE del total de frutos removidos, visitas a los árboles y el número total de árboles visitados por las especies de mamíferos (número de árboles muestreados = 36).

|   | Especies de mamíferos            | Frutos removidos | Visitas           | N° de árboles visitados |
|---|----------------------------------|------------------|-------------------|-------------------------|
| R | <i>Microcavia australis</i>      | 29.64 $\pm$ 4.84 | 58.78 $\pm$ 11.87 | 26                      |
|   | <i>Lycalopex griseus</i>         | 18.06 $\pm$ 3.82 | 18.83 $\pm$ 4.10  | 19                      |
|   | <i>Graomys griseoflavus</i>      | 13.94 $\pm$ 2.60 | 34.53 $\pm$ 4.40  | 35                      |
|   | <i>Akodon dolores</i>            | 4.78 $\pm$ 1.59  | 6.50 $\pm$ 1.83   | 17                      |
|   | <i>Conepatus chinga</i>          | 0.47 $\pm$ 0.37  | 0.78 $\pm$ 0.45   | 6                       |
|   | <i>Chaetophractus vellerosus</i> | 0.33 $\pm$ 0.31  | 0.31 $\pm$ 0.20   | 5                       |
|   | <i>Calomys musculus</i>          | 0.03 $\pm$ 0.03  | 0.06 $\pm$ 0.06   | 1                       |
| V | <i>Galictis cuja</i>             | 0                | 0.03 $\pm$ 0.03   | 1                       |
|   | <i>Leopardus geoffroyi</i>       | 0                | 0.08 $\pm$ 0.06   | 2                       |
|   | <i>Thylamys pallidior</i>        | 0                | 0.14 $\pm$ 0.07   | 4                       |
|   | <i>Dolichotis patagonum</i>      | 0                | 0.03 $\pm$ 0.03   | 1                       |

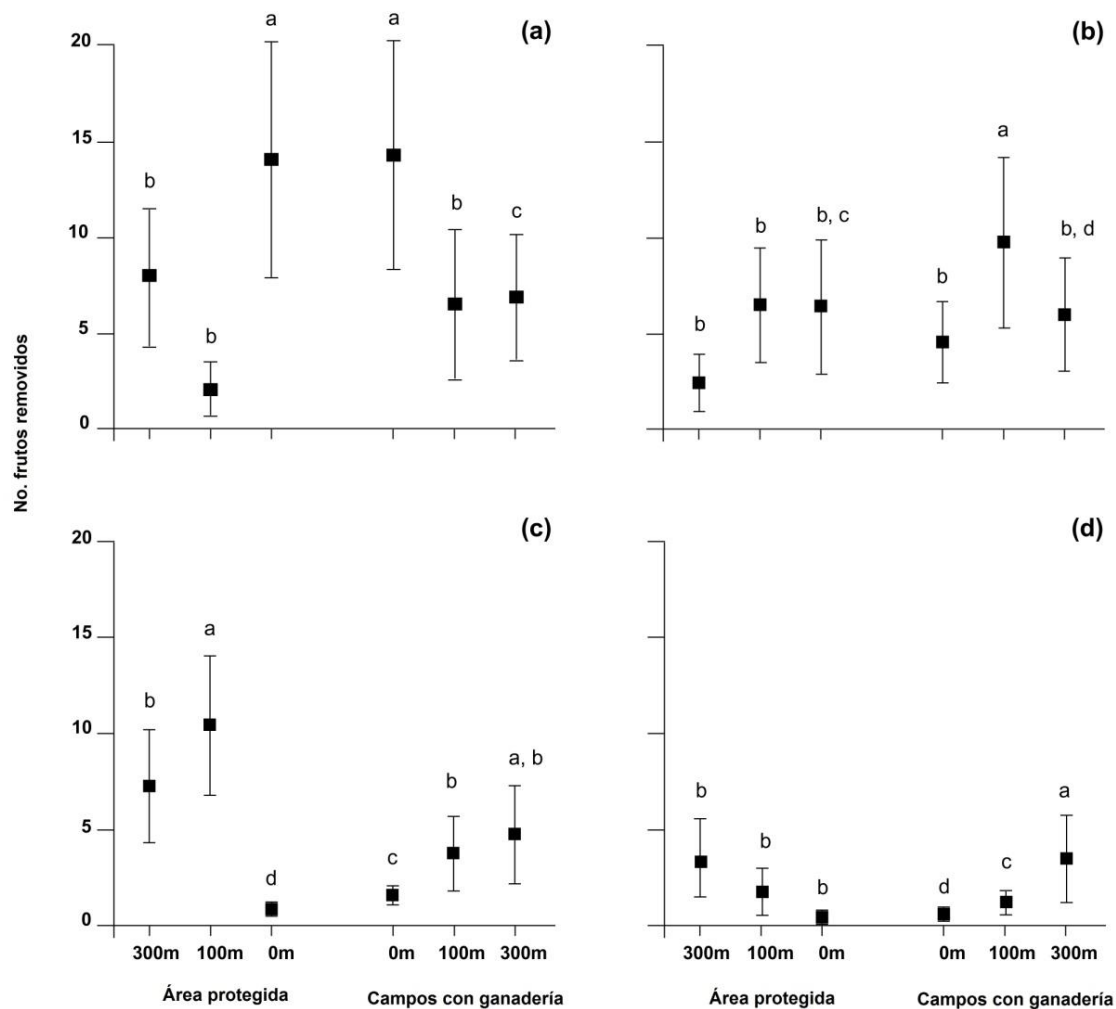


Figura 3.5. Número de frutos de *Prosopis flexuosa* removidos a través del borde entre el área protegida y los campos con ganadería a 0 m, 100 m y 300 m desde el borde y hacia el interior de ambos tipos de uso de la tierra. Los diferentes paneles representan los frutos removidos por (a) *Microcavia australis*, (b) *Lycalopex griseus*, (c) *Graomys griseoflavus* y (d) *Akodon dolores*. Los datos son medias  $\pm$  EE. Las diferencias en el número de frutos removidos por las especies a través de todas las distancias consideradas (resultados de GLMMs) se muestran con letras diferentes.

Tabla 3.5. Resultados de modelos mixtos cero-inflados con estructura de errores de tipo Poisson analizando si el número de frutos de *Prosopis* removidos y el número de visitas a los árboles difieren entre las distancias (0m, 100m y 300m) y entre las especies de mamíferos (con cuatro niveles, *M. australis*, *L. griseus*, *G. griseoflavus* y *A. dolores*). EE: error estándar.

| Modelo ajustado                              | Efecto                                  | Estimado | EE      | Valor z | Valor p |
|--|---|----------|---------|---------|---------|
| No. frutos removidos ~ distancias * especies | Intercepto                              | 4.49     | 0.1     | 36.8    | <0.0001 |
|  | Distancia                               | -0.0014  | 0.0003  | -4.57   | <0.0001 |
|  | <i>Microcavia australis</i>             | 0.52     | 0.1     | 4.9     | <0.0001 |
|  | <i>Lycalopex griseus</i>                | -0.17799 | 0.10594 | -1.68   | 0.09    |
|  | <i>Graomys griseoflavus</i>             | -3.37285 | 0.47047 | -7.169  | <0.0001 |
|  | <i>Akodon dolores</i>                   | -3.99812 | 0.8216  | -4.866  | <0.0001 |
|  | Distancia * <i>Microcavia australis</i> | -0.0009  | 0.0002  | -3.87   | 0.0001  |
|  | Distancia * <i>Lycalopex griseus</i>    | 0.0006   | 0.0002  | 2.31    | 0.02    |
|  | Distancia * <i>Graomys griseoflavus</i> | -0.0006  | 0.0002  | -2.31   | 0.02    |
|  | Distancia * <i>Akodon dolores</i>       | 0.0009   | 0.0003  | 2.48    | 0.01    |
| No. visitas ~ distancias * especies          | Intercepto                              | 5.38     | 0.09    | 58.9    | <0.0001 |
|  | Distancia                               | -0.002   | 0.0002  | -8.47   | <0.0001 |
|  | <i>Microcavia australis</i>             | 0.99     | 0.07    | 14.3    | <0.0001 |
|  | <i>Lycalopex griseus</i>                | -1.44    | 0.11    | -13.6   | <0.0001 |
|  | <i>Graomys griseoflavus</i>             | -0.95    | 0.07    | -13.72  | <0.0001 |
|  | <i>Akodon dolores</i>                   | -2.18    | 0.12    | -18     | <0.0001 |
|  | Distancia * <i>Microcavia australis</i> | -0.0004  | 0.0002  | -2.39   | 0.01    |
|  | Distancia * <i>Lycalopex griseus</i>    | 0.001    | 0.0002  | 5.82    | <0.0001 |
|  | Distancia * <i>Graomys griseoflavus</i> | 0.0002   | 0.0002  | 0.80    | 0.42    |
|  | Distancia * <i>Akodon dolores</i>       | 0.002    | 0.0003  | 5.76    | <0.0001 |

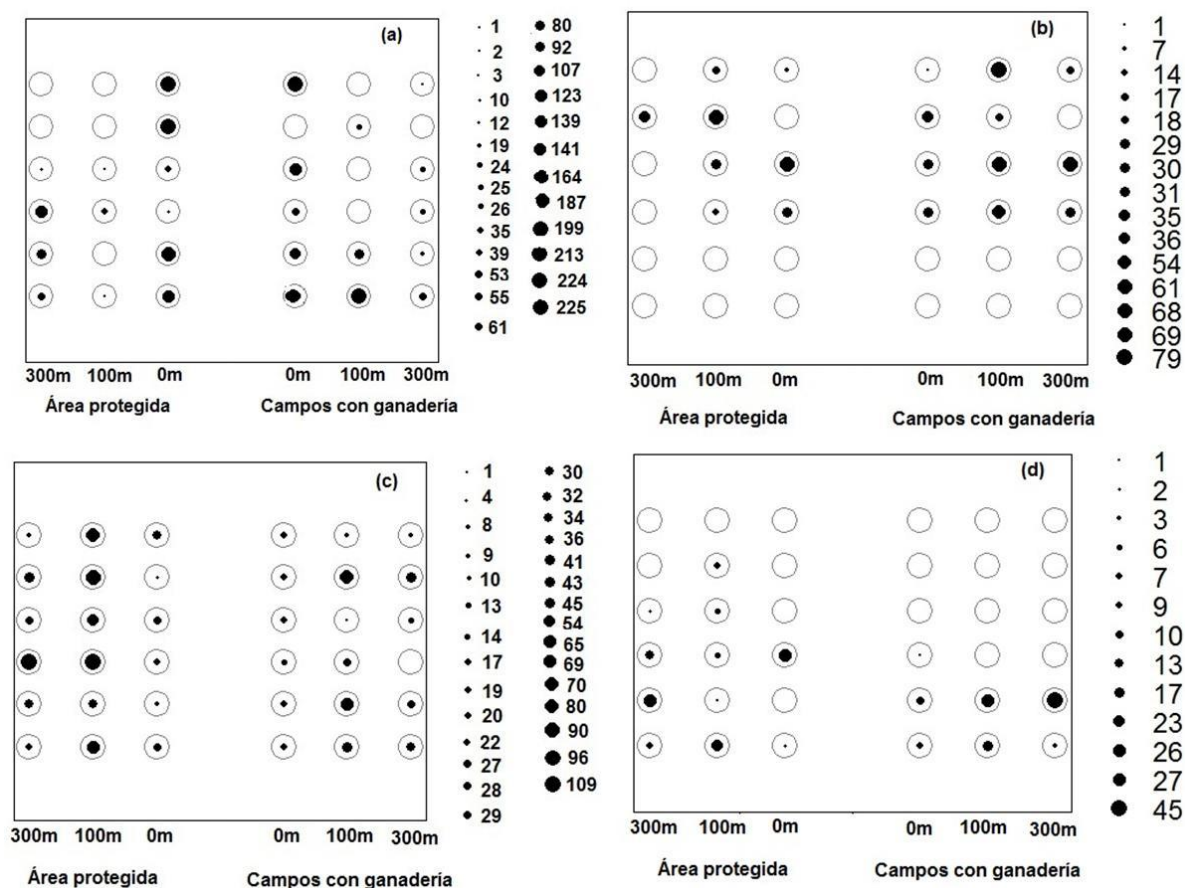


Figura 3.6. Mapas de detección de especies de frugívoros (usando la función `detectionMaps` de la librería `camtrapR`; Niedballa *et al.* 2016). Los gráficos representan el número de detecciones independientes de las especies de mamíferos en las trampas cámara. Las especies son (a) *Microcavia australis*, (b) *Lycalopex griseus*, (c) *Graomys griseoflavus* y (d) *Akodon dolores*. Cada uno de los círculos blancos representa una estación de trampa cámara en cada una de las distancias consideradas (0 m, 100 m y 300 m) desde el borde y hacia el interior del área protegida y los campos con ganadería.

### 3.5 Discusión

En el presente estudio se encontró que la abundancia de roedores de tamaño corporal pequeño y los componentes cuantitativos de la dispersión de semillas, el número de frutos de *Prosopis* removidos y el número de visitas a los árboles, varían con la distancia desde el borde entre el área protegida y los sitios no protegidos y también con las especies de animales frugívoros. Además, se registraron cambios en la cobertura del hábitat entre las clases de distancia desde el borde que explicaron la abundancia de los mamíferos pequeños y las interacciones de los frugívoros con los árboles focales.

Los bordes entre diferentes usos de la tierra pueden ser percibidos de manera diferente por las especies de mamíferos, dependiendo de las características propias de las especies, del tipo y la calidad de las áreas que los bordes separan y de las características de los propios bordes (Lidicker y Peterson 1999). El ensamble de frugívoros en este trabajo varía desde roedores de tamaño pequeño hasta carnívoros medianos, lo que implica un conjunto de especies con una percepción diferente de la escala de paisaje (Tabeni *et al.* 2007). Esto puede explicar que se haya encontrado un efecto significativo de la distancia al borde sobre el número de frutos removidos y las visitas a los árboles que realiza cada especie de mamífero. Así, mientras los mamíferos de tamaño mediano, como *M. australis* y *L. griseus*, removieron un mayor número de frutos en distancias más próximas a la zona de contacto entre las áreas protegidas y no protegidas, los pequeños mamíferos como *A. dolores* y *G. griseoflavus* lo hicieron en distancias más alejadas del borde. Entre los animales removedores, *M. australis* fue la especie responsable del mayor número de frutos removidos y también el visitante más frecuente de los árboles de *P. flexuosa*, lo cual podría estar indicando la importancia de este almacenador de semillas en la dispersión efectiva de semillas (Campos *et al.* 2017) en áreas de borde entre sitios bajo diferente uso de la tierra.

Además, se registraron cuatro especies de mamíferos con un número menor de interacciones (*D. patagonum*, *G. cuja*, *L. geoffroyi* y *T. pallidior*). *Dolichotis patagonum* es reconocida como un agente mutualista de *P. flexuosa* (Campos y Ojeda 1997), sin embargo, esta especie solamente visitó a un único árbol y no removió frutos de *Prosopis* durante sus visitas en los experimentos. Para las otras tres especies, no existe aún información disponible sobre los posibles resultados de su interacción con los frutos de *Prosopis*. Las dietas de *G. cuja*, *L. geoffroyi* y *T. pallidior* consisten principalmente en especies de vertebrados y



artrópodos (Albanese *et al.* 2011; Helgen y Schiaffini 2016), lo que probablemente explica que no hayan removido frutos durante sus visitas a los árboles.

El conjunto de animales frugívoros de *Prosopis* también está compuesto por especies que pueden actuar como depredadores de semillas, lo que implica que sus interacciones son a menudo no mutualistas. Por ejemplo, *G. griseoflavus* y *A. dolores* principalmente consumen las semillas de *Prosopis* (Giannoni *et al.* 2013), pero pueden actuar eventualmente como dispersores de semillas. Existe una amplia evidencia de que la depredación de semillas por mamíferos pequeños aumenta en sitios con alta cobertura de vegetación del estrato bajo porque en ese tipo de hábitat se reduce su riesgo de depredación (Hulme 1998; Taraborelli *et al.* 2009; Kollmann y Buschor 2002; Spencer *et al.* 2014). En este trabajo se demostró que la estructura del hábitat cercana a los bordes parece no ser favorable para la ocupación por roedores pequeños los cuales prefieren sitios con mayor cobertura de gramíneas y arbustos (Tabeni y Ojeda 2003, 2005; Corbalán 2006). De acuerdo con esto, se observó que estas especies removieron un menor número de frutos de *Prosopis* en las distancias más cercanas al borde (0 m). En el capítulo II de esta Tesis se encontró que los roedores pequeños remueven mayor cantidad de semillas de *Prosopis* dentro del área protegida que dentro de las tierras adyacentes con ganadería (Miguel *et al.* 2017). Y cuando la remoción por los roedores pequeños ocurre en las áreas ganaderas, ésta aumenta hacia el interior, debido probablemente a la alta cobertura de gramíneas que presentan algunos parches remanentes menos pastoreados (Driscoll *et al.* 2013).

El patrón de remoción de frutos de *Prosopis* por los mamíferos pequeños siguió el patrón encontrado para su abundancia en las distintas distancias desde el borde. Es decir, en general la remoción de frutos y la abundancia de los mamíferos pequeños decrecieron desde el interior del área protegida hacia los campos ganaderos. Si se evalúan estos resultados en el contexto clásico de restauración (Corlett 2016), y considerando que se trata de especies nativas, el aumento de su abundancia hacia el área protegida podría ser interpretado como un indicador de éxito en la restauración del área protegida. Sin embargo, si se incluye un aspecto funcional en la interpretación de estos resultados, la mayor abundancia de algunas especies de roedores pequeños (como por ejemplo *G. griseoflavus*) indica una mayor probabilidad de depredación de semillas de *P. flexuosa*, una especie de árbol clave en los ecosistemas áridos del Monte (Álvarez y Villagra 2009). No obstante, se requieren estudios posteriores evaluando el porcentaje de depredación y la posible dispersión eventual de semillas por parte de los roedores pequeños.

La disminución en la cobertura de herbáceas e incremento en el porcentaje de suelo desnudo debido al pastoreo en los campos con ganadería afecta la capacidad de dispersión de los animales nativos debido a que aumenta su riesgo de depredación (Tabeni y Ojeda 2003). En concordancia con estos resultados previos, aquí se encontró que la abundancia de los mamíferos pequeños se ve negativamente afectada por el creciente aumento en la proporción de suelo desnudo cruzando el borde hacia los campos con ganadería. Sumado a esto, el número bajo de recapturas de individuos en uno y otro lado del borde podría sugerir una baja conectividad entre el área protegida y los campos con ganadería adyacentes pasando a través de sus bordes.

Por otro lado, considerando mamíferos de mayor tamaño corporal, algunos estudios muestran que los caminos abiertos no pavimentados pueden tener un efecto positivo en los procesos de dispersión de semillas mediados por mamíferos (Suárez-Esteban *et al.* 2013), ya que los animales los utilizan y así diseminan semillas viables a lo largo de los caminos y en sus márgenes. En este estudio se encontró que *M. australis* remueve un mayor número de frutos de *Prosopis* en distancias más cercanas al borde, y que el número de frutos removidos por *L. griseus* aumentó desde el borde hacia el interior de los campos con ganadería. Ambas especies de mamíferos dispersan semillas de *Prosopis* mediante diferentes estrategias. Por un lado, se reconoce a *M. australis* como un almacenador de semillas el cual almacena las semillas en pequeños cúmulos en el suelo para su consumo futuro (Campos *et al.* 2017). Por otro lado, *L. griseus* dispersa las semillas mediante endozoocoria (Campos y Ojeda 1997), es decir que ingiere los frutos enteros para luego defecar las semillas viables (Janzen 1983; Jordano 2000; Forget y Cuijpers 2008). Los resultados de este trabajo son apoyados por la variación ya conocida en las preferencias de hábitat de las especies. Por un lado, para *M. australis* se encontró una asociación con el suelo desnudo, lo cual es confirmado por estudios previos que describen una preferencia de esta especie por espacios abiertos para construir sus colonias, debajo de una estructura arbórea de tipo “paraguas” (Tognelli *et al.* 1995). Mientras que *L. griseus* es una especie generalista que puede seleccionar caminos abiertos para moverse entre sitios y buscar alimentos (López- Bao y González-Varo 2011; Rost *et al.* 2012; Suárez- Esteban *et al.* 2013).

La inclusión de la dispersión de semillas (en todas sus etapas, desde la interacción de los animales con las plantas hasta la deposición y germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas; Schupp *et al.* 2017) en las prácticas de restauración de ambientes es crucial debido a que este proceso interviene en el mantenimiento de las poblaciones de plantas y

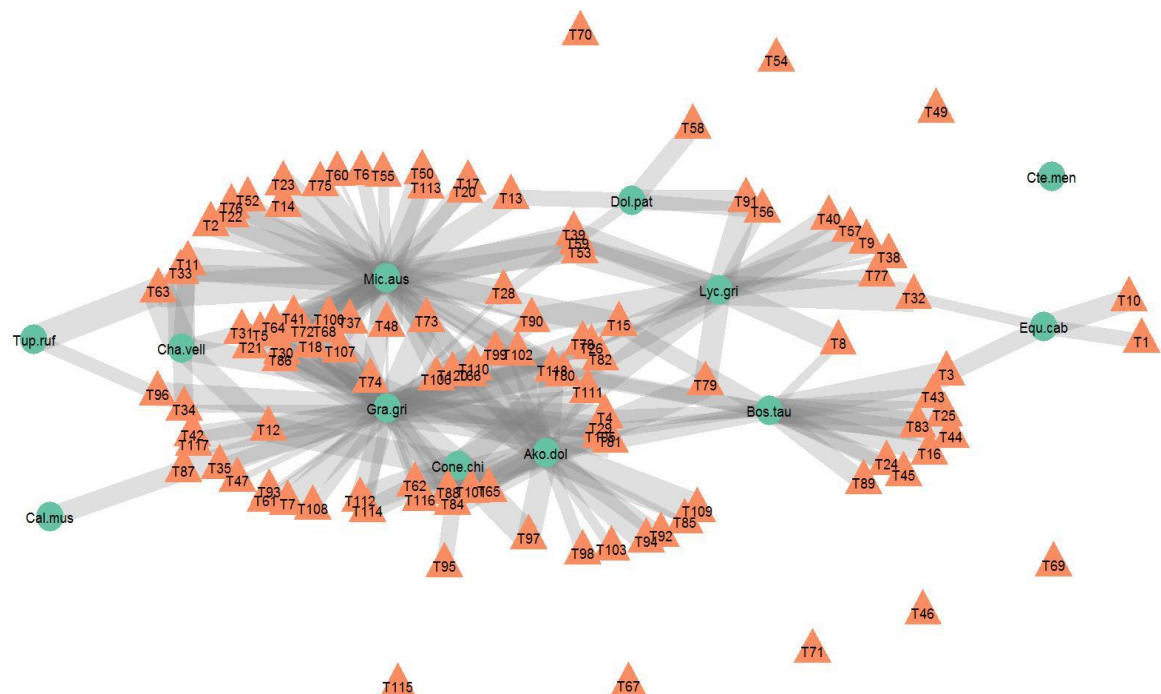
permite la colonización de nuevos hábitats y la migración en respuesta a cambios globales (Nathan 2006; Howe 2016). De acuerdo con los resultados aquí presentados, *M. australis* y *L. griseus* podrían actuar como importantes conectores entre el área protegida y el paisaje circundante no protegido. Sin embargo, la contribución de ambas especies a la conectividad funcional de los sitios podría estar ocurriendo a diferentes escalas espaciales, debido a las diferencias en el tamaño corporal y a la capacidad de movimiento de las especies (Correa Cortes y Uriarte 2012). Por lo tanto, debido al tamaño corporal más pequeño de *M. australis* en comparación con *L. griseus*, la primera especie podría estar actuando a una menor escala espacial (Campos *et al.* 2017) y manteniendo las poblaciones de *P. flexuosa*. En tanto que *L. griseus* podría actuar a una escala espacial mayor, moviendo las semillas de *Prosopis* a través del paisaje, considerando su mayor capacidad de movimiento (Jiménez *et al.* 2008). No obstante, para explicar completamente la conectividad funcional mediada por estos mamíferos a través del flujo genético de semillas, se requieren más investigaciones sobre la lluvia de semillas (Nathan y Muller-Landau 2000) entre el área protegida y los sitios con ganadería. Aunque en este trabajo no se haya evaluado el movimiento de los animales entre los sitios, el alambrado que los separan no debería interferir en el movimiento de las especies nativas (considerando su tamaño corporal) entre el área protegida y los campos con ganadería adyacentes.

En síntesis, la disminución en abundancia de los mamíferos pequeños a través del borde y hacia los campos con ganadería indicaría una baja conectividad entre la reserva y los campos, pero, si incluimos el aspecto funcional, el aumento en la actividad de remoción de frutos por especies dispersoras de semillas a través de los bordes podría incrementar la conexión entre los sitios bajo diferente manejo. Los resultados de este trabajo mostraron una clara interacción entre la actividad funcional de los mamíferos frugívoros y las diferentes distancias a través del borde entre sitios. Los patrones encontrados pueden explicarse por cambios en la estructura de la vegetación desde el interior de las áreas y hacia los límites, debido a que los ambientes evaluados aquí corresponden a bosques continuos y no contrastantes (Fahrig 2007), y por las diferentes respuestas de las especies a estos cambios fisonómicos en la vegetación de acuerdo a sus preferencias de hábitat. Los mamíferos dispersores de semillas podrían, a su vez, promover la conectividad funcional de sitios manejados de forma diferente moviendo semillas (genes) a través de sus límites a diferentes escalas espaciales, y contribuyendo efectivamente al reclutamiento de nuevas plantas. No obstante, aún resta evaluar el efecto demográfico de los depredadores de semillas sobre las

poblaciones de *P. flexuosa*. El estudio de los límites entre las áreas protegidas y los paisajes antrópicos circundantes bajo un enfoque funcional complementa la evaluación de la abundancia de las poblaciones y ayuda a determinar cuán conectadas están las áreas protegidas. De esta manera, se puede evaluar el papel de las áreas protegidas como sitios destinados a la conservación de la biodiversidad y de las funciones brindadas por los ecosistemas.

## Capítulo IV

### Efectos contexto-dependientes y antrópicos sobre redes individuales de interacción planta-frugívoros\*



\* **Miguel M. F.**, Jordano P., Tabeni S. y Campos C. M. (2018). Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant-frugivore networks. *Oikos*, 127: 1045- 1059.

\* Premio Christopher Miller 2018 otorgado por la Neotropical Grassland Conservancy (NGC), EE.UU.

## 4.1 Resumen

Las actividades antrópicas, como el pastoreo por animales domésticos, son consideradas impulsoras de cambios ambientales que pueden influir en la estructura de las redes de interacción. El estudio de redes basadas en individuos permite evaluar cómo los patrones de interacción a nivel de especie emergen a partir de los modos de interacción entre los individuos en las poblaciones. Particularmente, los modelos exponenciales de gráficos aleatorios (ERGM, por su sigla en inglés *Exponential Random Graph Models*) examinan la estructura global de las redes al permitir la inclusión de propiedades específicas de los nodos (es decir las partes que interactúan) en forma de variables explicativas. En este capítulo se evalúa la estructura de redes individuales de interacción planta-frugívoros y las variables ecológicas que influyen en el modo de interacción entre las plantas individuales y los frugívoros en sitios bajo diferentes usos de la tierra (sitios pastoreados vs. sitios no pastoreados). Se cuantificó el número de visitas, la cantidad de frutos removidos por visita y el efecto total de las interacciones entre los frugívoros y cada árbol individual. Además, se midió un conjunto de variables ecológicas a escala individual, de microhábitat, de vecindario y de hábitat que pueden influenciar las redes en las dos condiciones de manejo. Las redes de interacción en ambas condiciones fueron significativamente modulares, y el número de módulos fue mayor en la red de las áreas pastoreadas. Se encontró que las redes de interacción se estructuran por rasgos individuales de los árboles, por el microhábitat debajo del dosel arbóreo y también se vieron afectadas por la estructura del hábitat. El vecindario que rodea a cada planta individual influyó las interacciones planta-frugívoros solamente en los árboles de los sitios pastoreados. En base a los resultados obtenidos, se concluye que los usos de la tierra influyen sobre los patrones topológicos de las redes y sobre las visitas de los frugívoros a los árboles mediante la modificación del hábitat y de los rasgos ecológicos que subyacen a las interacciones entre las plantas individuales y las especies de frugívoros.

## 4.2 Introducción

Las interacciones ecológicas de tipo mutualista, antagonista y comensalista están influenciadas por las variables bióticas y abióticas del contexto en el que ocurren (Bronstein 2015). Generalmente las interacciones entre especies están incluidas en redes muy diversas, por lo tanto, es crucial evaluar cómo las características de las especies que interactúan (nodos) influyen en el número y en la intensidad de las interacciones (enlaces) conduciendo a distintos modos de interacción (Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2017) y, finalmente, determinando la estructura global de las redes.

El estudio de las redes ecológicas de interacción surge como una forma de estudiar comunidades complejas y también como una herramienta para comparar sistemas de interacción en ambientes diferentes (Bascompte y Jordano 2014). En particular, las redes bipartitas representan múltiples especies de plantas y animales, denominados nodos, que interactúan entre sí y están conectadas mediante enlaces (Bascompte *et al.* 2006). Estos enlaces a nivel de especies surgen de la forma en que las interacciones ecológicas se organizan entre los individuos dentro de redes individuales (por ejemplo, interacciones entre plantas individuales y polinizadores, Carlo *et al.* 2007; Valverde *et al.* 2016; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2017). En este contexto, las variaciones intraespecíficas pueden afectar a los procesos ecológicos a diferentes escalas de organización biológica (Bolnick *et al.* 2011). Por lo tanto, el interés por el estudio de la estructura de las interacciones ecológicas a nivel individual ha aumentado (Dupont *et al.* 2010; Gómez y Perfectti 2012; Cantor *et al.* 2013; Tur *et al.* 2014), especialmente en interacciones planta-polinizador (Olesen *et al.* 2007; Bosch *et al.* 2009; Valverde *et al.* 2016; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2017).

Las propiedades topológicas de las redes, como el anidamiento (es decir, cuando los especialistas interactúan con subconjuntos de especies con las cuales interactúan los generalistas; Bascompte y Jordano 2007) y la modularidad (es decir, la tendencia de una red a organizarse en subconjuntos de nodos altamente interconectados entre sí y menos conectados con otros nodos; Olesen *et al.* 2007) son índices útiles para describir la arquitectura de las redes de interacción (Dormann *et al.* 2009; Bascompte y Jordano 2014) y también para comparar múltiples redes entre comunidades (Jordano *et al.* 2003). Sin embargo, estos patrones topológicos, estudiados principalmente a nivel de especie, surgen de los patrones de interacción entre los individuos, dado que la variación de los rasgos individuales (por ejemplo, el número de flores y frutos producidos) podría dar forma a la estructura de las

interacciones ecológicas a nivel de especies (Tur *et al.* 2014). Sin embargo, aún resulta un desafío predecir los patrones de interacción generales a partir de los rasgos de las especies que interactúan a través de modelos adecuados que permitan evaluar la influencia de los rasgos intrínsecos y extrínsecos de los nodos sobre la topología de las redes de interacción.

Las interacciones ecológicas no son estáticas, sino que la intensidad y el resultado funcional de las mismas pueden variar en el tiempo y en el espacio (dependencia del contexto de las interacciones; Chamberlain *et al.* 2014). En particular, las interacciones planta-polinizador y planta-frugívoro dependen en gran medida del contexto (Carlo 2005; Carlo y Yang 2011; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2017), principalmente porque implican interacciones poco especializadas entre especies (Schleuning *et al.* 2012). Uno de los principales impulsores de la variación del contexto en que ocurren las redes de interacción pueden ser las perturbaciones antrópicas, como la introducción de especies exóticas y los cambios en los usos de la tierra, debido a que modifican los hábitats naturales y la abundancia de las poblaciones (Tylianakis *et al.* 2008; Dirzo *et al.* 2014; Potts *et al.* 2016; Vanbergen *et al.* 2017). Los cambios antrópicos que ocurren a distintas escalas espaciales pueden provocar cambios en los ensambles de especies mutualistas impactando así en los resultados de las interacciones (Tscharntke *et al.* 2012). Estas influencias pueden evaluarse adecuadamente dentro de redes de interacción complejas con la ayuda de modelos lineales generalizados (modelos ERGM). Estos modelos permiten incluir tanto los atributos de los nodos, es decir, las características o propiedades de las especies o individuos que interactúan, como así también la estructura completa de la red (Wasserman y Pattison 1996; Snijders *et al.* 2010).

Las ciencias sociales tienen una tradición extendida en el uso de modelos para reconocer los correlatos que explican las interacciones entre los diferentes actores sociales (Saul y Filkov 2007). Estudios recientes en redes sociales han usado los modelos exponenciales de gráficos aleatorios (ERGM) para explicar la estructura global de las redes en función de las características de los nodos que interactúan (Wasserman y Pattison 1996; Wang *et al.* 2013). Al comparar la estructura de la red observada con la de las redes modeladas que incluyen o excluyen atributos de los nodos, se pueden determinar las causas de la distribución de las interacciones entre los nodos en la red (Kolaczyk y Csárdi 2014).

El objetivo general de este capítulo es evaluar el efecto de los usos de la tierra (un área protegida y sitios pastoreados circundantes) y la heterogeneidad de los rasgos individuales de los árboles sobre la estructura y organización de las redes de interacción planta-frugívoros, desde un enfoque individual y con una perspectiva fitocéntrica. En particular, se evaluó la intensidad (estimada como el número de frutos removidos por visita) y



la frecuencia (número de visitas) de las interacciones planta-frugívoros (Vázquez *et al.* 2005) y su dependencia del contexto a escala individual de los árboles de *Prosopis flexuosa* en distintos tipos de paisaje.

La hipótesis de este capítulo es que las redes de interacción variarán en dos escalas, a escala local o individual determinada por los rasgos ecológicos de cada planta individual (por ejemplo, la altura de los árboles, el número de frutos producidos, la fisonomía del sitio de crecimiento y los efectos del vecindario; García *et al.* 2001; Carlo 2005; Bolnick *et al.* 2011), y en un contexto más amplio influenciado por el uso antrópico de la tierra donde tienen lugar las interacciones.

Los objetivos específicos de este capítulo son: a) evaluar los patrones topológicos de las redes de interacción entre los árboles individuales de *Prosopis* y su conjunto de frugívoros; b) comparar los patrones topológicos de las redes en un área protegida y campos pastoreados; c) relacionar la variación de visitas de los frugívoros a los árboles con factores intrínsecos y extrínsecos de las plantas y, d) relacionar los patrones topológicos de las redes con las variables ecológicas que subyacen a las interacciones.

## 4.3 Materiales y métodos

### 4.3.1 Interacciones planta- frugívoros

El trabajo de campo se realizó durante la temporada de fructificación de *P. flexuosa* en los años 2015 y 2017. Se trabajó en dos sitios dentro del área sin pastoreo (Reserva MaB Ñacuñán) y en tres campos ganaderos adyacentes (n = 4 sitios), donde se seleccionaron árboles adultos de *P. flexuosa* (diámetro a nivel del suelo > 7,5 cm; Álvarez *et al.* 2006). Para evitar la pseudoreplicación espacial, la distancia promedio entre los árboles fue de 400 m. El número de árboles seleccionados fue de 70 para los sitios sin ganadería y de 120 para los tres sitios con ganadería (n = 190 árboles).

En cada uno de los árboles de *Prosopis* se colocó una trampa cámara infrarroja (Moultrie M-990i) a 1,5 m sobre el suelo para cuantificar el número de visitas y la cantidad de frutos removidos por los frugívoros en cada árbol focal. La secuencia de tres fotografías consecutivas de una especie se definió como un evento de visita, y la frecuencia de las interacciones se calculó sumando todas las visitas independientes de cada especie a cada árbol

focal. Para determinar el número de frutos removidos por cada especie por visita, se restó la cantidad de frutos finales (número de frutos que quedaban después de cada visita de frugívoro) del número de frutos iniciales y se sumaron todos los frutos removidos por cada especie en cada árbol para determinar la intensidad de las interacciones.

#### 4.3.2 *Variables de las plantas*

Tal como fue explicado en la sección de Materiales y métodos generales de esta Tesis (página 28), para cada uno de los árboles se midieron una serie de variables intrínsecas y extrínsecas (Jordano y Schupp 2000). Las variables intrínsecas incluyen las características individuales de los árboles: la altura total del árbol, el número de frutos inmaduros en la copa y el número de frutos maduros en el suelo debajo de la copa del árbol. La cantidad de frutos en la copa y en el suelo fueron estimados por dos observadores que recorrieron la circunferencia de cada árbol de *Prosopis* antes de la instalación de las trampas cámara.

Las variables extrínsecas incluyen: el número de vecinos interespecíficos e intraespecíficos que rodean a cada árbol focal dentro de un círculo de 10 m de radio (de aquí en adelante, características de vecindario); la descripción de la cobertura vegetal en el microhábitat debajo de la copa de cada árbol de *Prosopis* usando el método de Point Quadrat modificado (Passera *et al.* 1983) cada 0,3 m en cuatro transectas de 3 m de largo; y, la descripción del hábitat en la proximidad de cada árbol también utilizando el método de Point Quadrat modificado, en 100 estaciones de muestreo a lo largo de diez transectas de 50 m de longitud en cada sitio de muestreo (n = 1000 estaciones por sitio).

#### 4.3.3 *Análisis estadístico de los datos*

##### 4.3.3.1. Análisis de redes basadas en individuos

Se construyeron redes bipartitas cuantitativas o ponderadas (ver Anexo 2, Glosario) entre los árboles individuales de *P. flexuosa* y las especies de frugívoros (es decir redes entre individuos y especies) para ambos usos de la tierra (sitios pastoreados y sitios no pastoreados), definiendo una matriz de adyacencia entre los 190 árboles ubicados en las filas

y las especies de frugívoros en las columnas. Los elementos de la matriz fueron  $> 0$  si hubiese ocurrido una interacción de tipo planta-frugívoros y cero en caso contrario (Bascompte y Jordano 2014).

Para cada uno de los árboles se obtuvo el número de visitas por cada especie de animal (frecuencia de la interacción) y el número de frutos removidos por visita (intensidad de la interacción). La fuerza de la interacción (efecto total) se calculó multiplicando la frecuencia y la intensidad de las interacciones (Vázquez *et al.* 2005). Los árboles individuales de *Prosopis* y las especies de frugívoros se representaron como nodos en las redes bipartitas con los enlaces entre ellos representando la fuerza de las interacciones. Para la representación de las redes y para el análisis de los datos se eliminaron los datos de los árboles en los que fallaron las trampas cámara ( $n= 8$ ). Además, se eliminaron de los análisis posteriores (a excepción de la visualización de las redes) aquellos árboles para los cuales no se registró interacción durante el muestreo ( $n= 14$  y  $n= 9$  árboles para los sitios pastoreados y sin pastoreo, respectivamente).

Se utilizó la prueba de correlación no paramétrica de Spearman para comparar la intensidad de las interacciones de las especies de frugívoros en ambos usos de la tierra (ordenados de manera decreciente). Para describir y comparar la estructura de las redes de los sitios con y sin ganadería se estimaron tres parámetros, Modularidad (M) mediante el algoritmo de Beckett (Beckett 2016), Distancia de Hamming (HD) y correlación de la estructura de los gráficos (gscor). La modularidad es la tendencia de una red a organizarse en módulos o grupos, en tanto que una red modular está organizada en subconjuntos de nodos altamente interconectados entre sí y menos conectados a otros nodos (Olesen *et al.* 2007; Dupont *et al.* 2009). En este trabajo, los módulos representan grupos de árboles de *Prosopis* que comparten interacciones con especies de frugívoros. La distancia de Hamming entre dos gráficos de redes mide el número mínimo de sustituciones de enlaces (interacciones entre nodos) requeridas para convertir una red en la otra ó, dicho de otro modo, la cantidad mínima de adiciones y/o eliminación de enlaces que pueden transformar una red en la otra (Butts y Carley 2005). La congruencia en la estructura de los dos gráficos se probó mediante la correlación estructural de los gráficos de redes (gscor; paquete sna en R).

La significación estadística de la Modularidad y de la distancia de Hamming se evaluó mediante aleatorización, es decir, en base a modelos nulos. Con 999 iteraciones para cada uno se comparó el valor obtenido de Modularidad y de la distancia de Hamming con los

valores generados por aleatorización. La significancia de la distancia de Hamming para las dos redes observadas se obtuvo al estimar la distancia entre las redes observadas y cada una de las 999 versiones de las redes aleatorias. Una distancia observada por encima de un percentil de significancia del 95% indica una diferencia significativa en la estructura general de las dos redes. La estimación de la distancia de Hamming requiere redes del mismo tamaño. Dado que para los sitios pastoreados la muestra de árboles era más grande ( $n=106$ ) en comparación con los sitios sin pastoreo ( $n=61$ ), se muestrearon los datos de todos los sitios con pastoreo ( $n=999$  submuestras aleatorias sin reemplazo) en muestras aleatorias de 61 árboles y se calculó el algoritmo de la distancia de Hamming para cada iteración. Se promedió la estimación de la distancia observada y se comparó su valor con el promedio de las aleatorizaciones totales (998.001) obtenidas durante las iteraciones. La significancia para la estimación del índice de correlación (gscor) también se obtuvo mediante un submuestreo repetido de la red más grande, similar a como se explicó anteriormente.

Se emplearon los paquetes ggplot2 e igraph de R para la visualización de las redes (Csárdi y Nepusz 2006; Wickham 2009) y los paquetes bipartite y sna para el análisis y las comparaciones de las redes (Handcock *et al.* 2008; Butts 2016).

#### 4.3.3.2. Visitas de los frugívoros a las plantas

Para evaluar la relación entre las visitas de los frugívoros y las características de las plantas, se realizó un análisis de correlación canónica (CCA; Borcard *et al.* 2011). Para ello, se compararon dos conjuntos de variables de la misma longitud (mismo número de filas, que representa el número de árboles estudiados,  $n=172$ ), en el que uno incluyó las características de las plantas (características del árbol, del microhábitat, del vecindario y del hábitat) mientras que el otro conjunto de datos correspondía a las visitas de los frugívoros a cada uno de los árboles. Antes de realizar el CCA, se comprobó la multicolinealidad (mediante el factor de inflación de la varianza, “VIF”) entre las variables predictoras, estableciendo un umbral de 2 (utilizando el paquete VIF en R) y se excluyeron las variables redundantes.

El análisis de correlación canónica genera pares de variables sintéticas (variables canónicas) mediante combinaciones lineales de los dos conjuntos de variables originales de manera de maximizar sus correlaciones. El análisis obtiene correlaciones canónicas ( $R^2$ ) entre las variables sintéticas que se refieren a la varianza total de los datos originales explicada por

ellas. Para evaluar la significancia de la correlación canónica, el análisis realiza una prueba lambda de Wilk ( $\lambda$ ) en la cual el valor lambda representa la varianza total no explicada por el modelo canónico (Nimon *et al.* 2010).

Se utilizó el paquete CCA de R para realizar el análisis de correlación canónica (González y Déjean 2012).

#### 4.3.3.3. Correlatos ecológicos de las redes individuales

Se construyeron modelos exponenciales de gráficos aleatorios (ERGM, *Exponential random graph models*) para analizar las variables ecológicas que explican la estructura de las redes de interacción en cada uso de la tierra (Kolaczyk y Csárdi 2014). Primero se corroboró la multicolinealidad (mediante correlación de Pearson) entre las variables predictivas y no se incluyeron en los modelos aquellos pares de variables con una correlación  $> 0,30$ , considerando un valor de  $p < 0,05$ . La estructura de un ERGM es muy similar a la de un modelo de regresión estándar. La presencia o ausencia de enlaces en la red (es decir, las interacciones entre árboles y frugívoros) es considerada como la variable respuesta en los modelos, mientras que las variables predictivas resultan de una combinación de estadísticas propias de las redes (es decir variables endógenas) y atributos de los nodos (es decir efectos exógenos tales como el tamaño del árbol, la densidad de vecinos, etc.).

En su forma más simple, los modelos incluyen estadísticas que son funciones sólo de la estructura de la red (es decir que controlan los efectos endógenos derivados sólo del patrón de enlaces entre los nodos). Sin embargo, se puede esperar que la probabilidad de que ocurra una interacción entre dos nodos (enlace) dependa no solo de la presencia o ausencia de enlaces entre otros pares de nodos, sino también de los atributos propios de los nodos. Por lo tanto, se pueden incorporar a la especificación de los modelos ERG los atributos que se han medido para cada uno de los nodos (árboles en este caso) en forma de estadísticas adicionales en el término exponencial de los modelos (Snijders *et al.* 2010; Kolaczyk y Csárdi 2014). Por lo tanto, se consideraron las características de los árboles (características individuales, de vecindario, de microhábitat y de hábitat) como variables predictivas en los modelos exponenciales (ver Materiales y métodos para más detalles). Para verificar la independencia de las interacciones de los frugívoros se probó la autocorrelación espacial entre las coordenadas de latitud (X) y longitud (Y) de cada árbol de *Prosopis* utilizando la función corAR1 del paquete nlme en R (Pinheiro *et al.* 2016).

Se establecieron cuatro grupos de modelos que incluyeron diferentes variables predictivas de acuerdo a los tipos de efectos evaluados (ver Anexo 3 por especificaciones de los modelos): modelos de árboles individuales, en donde fueron incluidas las variables del tamaño del árbol y la fecundidad; modelos de vecindario, con variables asociadas al vecindario intraespecífico e interespecífico de cada árbol de *Prosopis*; modelos de microhábitat, incluyendo las descripciones de la cobertura vegetal debajo de la copa de cada árbol focal y, modelos de hábitat con variables relacionadas a la cobertura vegetal que describe a cada uso de la tierra. Para comparar los ajustes de los modelos, se calculó el análisis de la varianza (ANOVA) utilizando la prueba estadística "Chi cuadrado" (Handcock *et al.* 2017) y se siguió el Criterio de Información Bayesiano (BIC) para la selección de los modelos (Link y Barker 2006).

Los modelos fueron realizados utilizando los paquetes de R sand y ergm (Hunter *et al.* 2008; Handcock *et al.* 2017; Kolaczyk y Csárdi 2017). Todos los análisis explicados se realizaron utilizando el software libre R (R Development Core Team 2016).

## 4.4 Resultados

### 4.4.1 Redes de interacción *Prosopis*-frugívoros en diferentes usos de la tierra

Se analizaron un total de 29.902 fotos de trampas cámara (18.271 para los sitios pastoreados y 11.631 para los sitios sin pastoreo) en las cuales se registraron 12 especies de frugívoros removiendo frutos e interactuando con un total de 167 árboles de *Prosopis* (Figura 4.1). Además, se registraron otras tres especies, incluida una especie de ave (*Eudromia elegans*), visitando a los árboles pero no removiendo frutos durante sus visitas (Tabla 4.1). La cantidad total de árboles sin interacciones registradas con frugívoros fue de 15.

La intensidad de las interacciones por las especies de frugívoros fue significativamente similar cuando se compararon ambos usos de la tierra ( $S = 122,86$ ,  $p = 0,05$ , rho de Spearman = 0,57). Sin embargo, las especies de frugívoros variaron en su frecuencia, intensidad y efecto total de las interacciones con los árboles de *Prosopis* en los sitios pastoreados y no pastoreados (Tabla 4.2). El número total de especies de frugívoros que interactuaron con los árboles de *Prosopis* fue de 11 en los sitios pastoreados (incluyendo a dos especies de animales domésticos) y 9 en sitios sin pastoreo (Tabla 4.1). *Microcavia*

*australis* fue la especie con el mayor número de interacciones registradas para ambos usos de la tierra.

La topología o estructura de las dos redes de interacción no difirió entre los sitios con diferentes usos de la tierra (distancia de Hamming= 77900, valor aleatorio: 95600), siendo la distancia de Hamming observada significativamente menor al valor aleatorizado ( $p = 0,003$ ). La congruencia general de la estructura de las redes se respalda también por la correlación significativa entre los gráficos ( $gscor = 0,8421$ ,  $p < 0,0001$ ).

Ambas redes fueron significativamente modulares y los valores de modularidad fueron significativamente diferentes de los esperados por una distribución aleatoria ( $M_{\text{pastoreo}}=0,52$ ,  $z=51,39$ ,  $p < 0,0001$ ;  $M_{\text{sin pastoreo}}= 0,41$ ,  $z= 26,38$ ,  $p < 0,0001$ ). Las redes comprendieron 9 módulos para los sitios pastoreados y 5 para los no pastoreados (Figura 4.2). La mayoría de los módulos se conformaron por una sola especie de frugívoro interactuando con una gran cantidad de árboles de *Prosopis* (por ejemplo *M. australis* en ambas redes) o con un número bajo de árboles (por ejemplo, *Dolichotis patagonum* en la red de sitios sin pastoreo). Además, la conectancia (C) y el anidamiento (NODF; Almeida- Neto *et al.* 2008; ver Glosario) fueron estadísticamente significativos para ambas redes de interacción ( $C_{\text{pastoreo}}=0,11$ ,  $z=-10,45$ ,  $p < 0,0001$ ;  $C_{\text{sin pastoreo}}=0,16$ ,  $z= -9,56$ ,  $p < 0,0001$ ;  $NODF_{\text{pastoreo}}=9,16$ ,  $z=-11,87$ ,  $p < 0,0001$ ;  $NODF_{\text{sin pastoreo}}=23,68$ ,  $z=-11,16$ ,  $p < 0,0001$ ).





*Dolichotis patagonum*; Cte.men = *Ctenomys mendocinus*; Bos.tau = *Bos taurus*; Equ.cab = *Equus caballus*; Lyc.gri = *Lycalopex griseus*; Cone.chi = *Conepatus chinga*; Cha.vell = *Chaetophractus vellerosus*; Tup.ruf = *Tupinambis rufescens*.

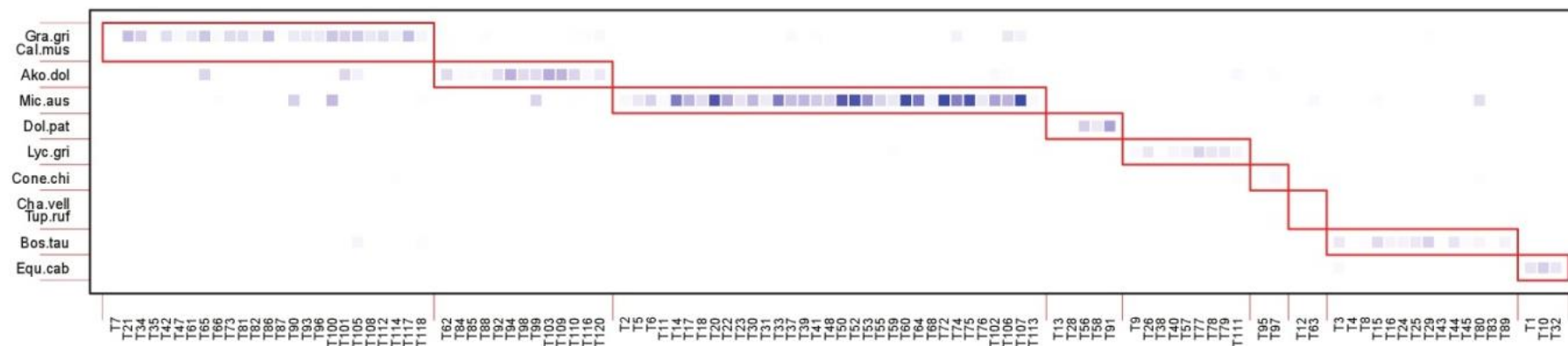
Tabla 4.1. Lista taxonómica de especies de animales frugívoros que interactúan con los árboles de *Prosopis flexuosa*. La última columna (Papel) se refiere al papel de los frugívoros en el proceso de dispersión de semillas, antagonistas (A, depredadores de semillas) o mutualistas (M, frugívoros legítimos); la categoría desconocida (D) indica ausencia de información sobre el papel de los frugívoros en el reclutamiento de nuevas plantas de *Prosopis*. Las últimas tres especies se registraron en las trampas cámara, pero no removieron frutos durante el experimento de remoción. S/D= sin datos

| Clase    | Orden          | Familia          | Género                | Especies               | Peso corporal medio (kg) | Papel |
|----------|----------------|------------------|-----------------------|------------------------|--------------------------|-------|
| Mammalia | Rodentia       | Muridae          | <i>Graomys</i>        | <i>G. griseoflavus</i> | 0,062                    | A     |
| Mammalia | Rodentia       | Muridae          | <i>Akodon</i>         | <i>A. dolores</i>      | 0,032                    | A     |
| Mammalia | Rodentia       | Muridae          | <i>Calomys</i>        | <i>C. musculus</i>     | 0,014                    | A     |
| Mammalia | Rodentia       | Caviidae         | <i>Microcavia</i>     | <i>M. australis</i>    | 0,30                     | M     |
| Mammalia | Rodentia       | Caviidae         | <i>Dolichotis</i>     | <i>D. patagonum</i>    | 8,00                     | M     |
| Mammalia | Rodentia       | Ctenomyidae      | <i>Ctenomys</i>       | <i>C. mendocinus</i>   | 0,016                    | D     |
| Mammalia | Artiodactyla   | Bovidae          | <i>Bos</i>            | <i>B. taurus</i>       | 600,00                   | M     |
| Mammalia | Perissodactyla | Equidae          | <i>Equus</i>          | <i>E. caballus</i>     | 1000,00                  | M     |
| Mammalia | Carnivora      | Canidae          | <i>Lycalopex</i>      | <i>L. griseus</i>      | 3,00                     | M     |
| Mammalia | Carnivora      | Mephitidae       | <i>Conepatus</i>      | <i>C. chinga</i>       | 2,50                     | D     |
| Mammalia | Xenarthra      | Dasypodidae      | <i>Chaetophractus</i> | <i>C. vellerosus</i>   | 1,00                     | D     |
| Reptilia | Lacertilia     | Teiidae          | <i>Tupinambis</i>     | <i>T. rufescens</i>    | 4,15                     | D     |
| Mammalia | Carnivora      | Mustelidae       | <i>Galictis</i>       | <i>G. cuja</i>         | 2,00                     | S/D   |
| Mammalia | Carnivora      | Felidae          | <i>Leopardus</i>      | <i>L. geoffroyi</i>    | 4,3                      | S/D   |
| Aves     | Tinamiformes   | Struthioniformes | <i>Eudromia</i>       | <i>E. elegans</i>      | 1,5                      | S/D   |

Tabla 4.2. Número total de árboles visitados al menos una vez y estimaciones de interacción (frecuencia, intensidad y efecto total) entre las especies de frugívoros y los árboles de *Prosopis* en los sitios pastoreados (P) y no pastoreados (NP, Reserva MaB Ñacuñán). La frecuencia de las interacciones indica el número de visitas totales de cada especie a los árboles; la intensidad de las interacciones representa la cantidad de frutos removidos por especie, y el efecto total se calculó como el producto entre la frecuencia y la intensidad (Efecto total= frecuencia x intensidad). Los datos indican valores medios  $\pm$  1 error estándar.

| Especies de frugívoros           | Tipo de uso de la tierra | N° de árboles visitados | Frecuencia       | Intensidad      | Efecto Total       |
|----------------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------|-----------------|--------------------|
| <i>Graomys griseoflavus</i>      | P                        | 66                      | 5,08 $\pm$ 0,72  | 3,38 $\pm$ 0,53 | 42,09 $\pm$ 8,15   |
|                                  | NP                       | 51                      | 16,46 $\pm$ 2,96 | 4,99 $\pm$ 0,80 | 114,81 $\pm$ 31,85 |
| <i>Akodon dolores</i>            | P                        | 35                      | 2,42 $\pm$ 0,50  | 2,44 $\pm$ 0,53 | 28,67 $\pm$ 7,79   |
|                                  | NP                       | 27                      | 8,51 $\pm$ 1,83  | 1,36 $\pm$ 0,42 | 42,39 $\pm$ 16,56  |
| <i>Calomys musculus</i>          | P                        | 3                       | 0,05 $\pm$ 0,03  | 0,08 $\pm$ 0,08 | 0,08 $\pm$ 0,08    |
|                                  | NP                       | 6                       | 0,24 $\pm$ 0,11  | 0,07 $\pm$ 0,05 | 0,24 $\pm$ 0,16    |
| <i>Microcavia australis</i>      | P                        | 67                      | 11,61 $\pm$ 1,75 | 4,98 $\pm$ 0,69 | 157,74 $\pm$ 30,18 |
|                                  | NP                       | 47                      | 20,23 $\pm$ 3,20 | 6,90 $\pm$ 0,96 | 270,97 $\pm$ 51,37 |
| <i>Dolichotis patagonum</i>      | P                        | 6                       | 0,49 $\pm$ 0,29  | 0,49 $\pm$ 0,26 | 8,00 $\pm$ 5,07    |
|                                  | NP                       | 4                       | 0,27 $\pm$ 0,16  | 0,26 $\pm$ 0,22 | 1,59 $\pm$ 1,50    |
| <i>Ctenomys mendocinus</i>       | P                        | 0                       | -                | -               | -                  |
|                                  | NP                       | 1                       | 0,03 $\pm$ 0,03  | 0,09 $\pm$ 0,09 | 0,17 $\pm$ 0,17    |
| <i>Bos taurus</i>                | P                        | 26                      | 1,25 $\pm$ 0,30  | 1,93 $\pm$ 0,48 | 11,87 $\pm$ 3,61   |
|                                  | NP                       | 0                       | -                | -               | -                  |
| <i>Equus caballus</i>            | P                        | 5                       | 0,38 $\pm$ 0,17  | 0,54 $\pm$ 0,29 | 5,33 $\pm$ 2,97    |
|                                  | NP                       | 0                       | -                | -               | -                  |
| <i>Lycalopex griseus</i>         | P                        | 28                      | 0,80 $\pm$ 0,21  | 1,39 $\pm$ 0,40 | 8,50 $\pm$ 3,09    |
|                                  | NP                       | 9                       | 0,23 $\pm$ 0,08  | 0,44 $\pm$ 0,22 | 0,91 $\pm$ 0,55    |
| <i>Conepatus chinga</i>          | P                        | 16                      | 0,27 $\pm$ 0,08  | 0,38 $\pm$ 0,16 | 1,13 $\pm$ 0,52    |
|                                  | NP                       | 4                       | 0,06 $\pm$ 0,03  | 0,04 $\pm$ 0,04 | 0,04 $\pm$ 0,04    |
| <i>ChaetophRACTUS vellerosus</i> | P                        | 9                       | 0,10 $\pm$ 0,03  | 0,20 $\pm$ 0,09 | 0,27 $\pm$ 0,12    |
|                                  | NP                       | 7                       | 0,10 $\pm$ 0,04  | 0,13 $\pm$ 0,11 | 0,13 $\pm$ 0,11    |
| <i>Tupinambis rufescens</i>      | P                        | 7                       | 0,11 $\pm$ 0,05  | 0,10 $\pm$ 0,08 | 0,25 $\pm$ 0,18    |
|                                  | NP                       | 4                       | 0,06 $\pm$ 0,03  | 0               | 0                  |

## A. Pastoreado



## B. No pastoreado

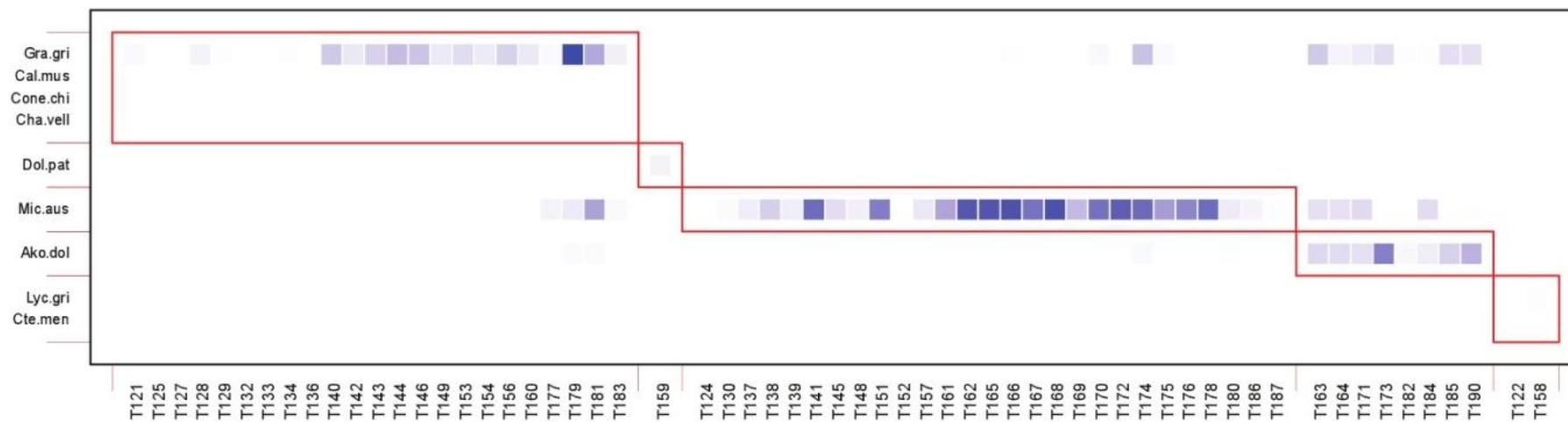


Figura 4.2. Gráfico de módulos. Patrón de modularidad de las interacciones entre los árboles individuales de *Prosopis* (parte baja del gráfico; T= “tree”) y las especies de frugívoros en sitios bajo diferentes usos de la tierra, A) sitios pastoreados y B) sitios no pastoreados (Reserva MaB Ñacuñán). Las tonalidades de azul representan diferentes valores del efecto total en las interacciones entre los módulos de mamíferos y los árboles. Los códigos para las especies de frugívoros representan: Gra.gri = *Graomys griseoflavus*; Ako.dol = *Akodon dolores*; Cal.mus = *Calomys musculus*; Mic.aus = *Microcavia australis*; Dol.pat = *Dolichotis patagonum*; Cte.men = *Ctenomys mendocinus*; Bos.tau = *Bos taurus*; Equ.cab = *Equus caballus*; Lyc.gri = *Lycalopex griseus*; Cone.chi = *Conepatus chinga*; Cha.vell = *Chaetophractus vellerosus*; Tup.ruf = *Tupinambis rufescens*.

#### 4.4.2 Variables ecológicas de las visitas de los frugívoros a los árboles

Para los sitios pastoreados, la variación en las visitas de los frugívoros a los árboles se correlacionó significativamente con las características de las plantas (Wilk's  $\lambda = 0,05$ ,  $F = 1,62$ , g.l.= 176, 761,  $p < 0,0001$ ; Tabla 4.3). Solo la primera variable canónica fue significativa con una correlación canónica de  $R^2 = 0,65$  ( $F = 1,62$ ,  $p < 0,0001$ ), lo que explica el 46% de la varianza total compartida entre los dos conjuntos de variables originales (variables de visitas de frugívoros y variables de plantas). Las especies de frugívoros con altas correlaciones en esta variable canónica son: *Tupinambis rufescens* (0,772), *Conepatus chinga* (0,520), *Akodon dolores* (0,249), vaca (0,210), caballo (0,215) y *Chaetophractus vellerosus* (-0,259). En cuanto a las características de las plantas, esta primera variable canónica se correlacionó significativamente con los rasgos que describen la fecundidad de los árboles (frutos en la copa, 0,908 y frutos en el suelo, 0,313), el vecindario interespecífico (-0,226), las variables de microhábitat (variación del estrato bajo de vegetación, 0,195; cobertura y variación del estrato medio de vegetación, -0,195 y -0,225, respectivamente) y las características del hábitat (cobertura de mantillo, 0,271 y cobertura del estrato alto de altura 0,226; Tabla 4.3).

Contrariamente, en el área protegida, las visitas de los frugívoros no se correlacionaron significativamente con los rasgos de las plantas (Wilk's  $\lambda = 0,08$ ,  $F = 0,88$ , g.l.= 140, 345,  $p = 0,81$ ). El primer modelo ajustado explicó el 43% de la varianza total compartida entre los dos conjuntos de variables originales,  $R^2 = 0,59$  ( $F = 0,88$ , NS, Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Coeficientes de los conjuntos de variables originales en la primera variable canónica que prueban la correlación entre las visitas de los frugívoros y los rasgos de los árboles en los sitios pastoreados y no pastoreados (Reserva MaB Ñacuñán). Solo la primera variable canónica tuvo  $\lambda > 1$ . Los valores resaltados indican coeficientes significativos en las variables canónicas. Cob. Veget.= cobertura vegetal; d.e= desvío estándar; veget.= vegetación.

|                                | Pastoreado   | No Pastoreado   |
|--------------------------------|--|---|
| Variable Original              | Variable Canónica I<br>$\lambda = 1,88$ (46,3%)<br>$R = 0,808^{***}$ | Variable Canónica I<br>$\lambda = 1,45$ (43,2%)<br>$R = 0,769^{NS}$ |
| Variable de frugívoros         |  |   |
| <i>G. griseoflavus</i>         | -0,024   | 0,001   |
| <i>A. dolores</i>              | 0,047  | 0,018   |
| <i>C. musculus</i>             | -0,072   | -0,303  |
| <i>M. australis</i>            | -0,004   | 0,019   |
| <i>D. patagonum</i>            | 0,016  | -0,200  |
| <i>L. griseus</i>              | 0,010  | -0,121  |
| <i>C. chinga</i>               | <b>0,393</b>   | 2,438   |
| <i>C. vellerosus</i>           | <b>-0,514</b>  | -0,110  |
| <i>T. rufescens</i>            | <b>1,361</b>   | -0,054  |
| <i>B. taurus</i>               | 0,033  | -   |
| <i>E. caballus</i>             | 0,115  | -   |
| <i>C. mendocinus</i>           | -  | 0,322   |
| Variables de los árboles       |  |   |
| Altura                         | -0,002   | -0,001  |
| Frutos en la copa              | 0,008  | 0,002   |
| Fruitos en el suelo            | 0,001  | 0,002   |
| Nº. vecinos interesp.          | -0,045   | -0,112  |
| Nº. vecinos intraesp.          | -0,027   | 0,022   |
| Cob. Veget. (d.e)              | <b>0,279</b>   | 0,113   |
| Suelo desnudo                  | <b>-0,324</b>  | -1,749  |
| Suelo desnudo (d.e)            | <b>-0,569</b>  | -   |
| Estrato bajo veget.            | -  | -3,182  |
| Estrato bajo veget. (d.e)      | <b>1,101</b>   | -2,559  |
| Estrato medio veget.           | <b>-0,241</b>  | -   |
| Estrato medio veget. (d.e)     | <b>-1,079</b>  | 0,555   |
| Estrato alto veget.            | <b>-0,379</b>  | -0,273  |
| H' Shannon- Weaver             | <b>-1,345</b>  | -   |
| Mantillo (hábitat)             | <b>0,671</b>   | 1,522   |
| Estrato bajo veget. (hábitat)  | <b>0,497</b>   | 2,029   |
| Estrato medio veget. (hábitat) | -  | 0,661   |
| Estrato alto veget. (hábitat)  | <b>0,917</b>   | -   |

\*\*\*:  $F = 1,62$ ; g.l. = 176, 761;  $P < 0,0001$ . NS, no significativo.

#### 4.4.3 Correlatos de rasgos individuales de *Prosopis* y patrones de interacción

Tal como era de esperar de acuerdo al diseño de muestreo, considerando una distancia mínima de separación de los árboles de 400 m, los patrones de visita de los animales a los árboles de *Prosopis* no se correlacionaron espacialmente ( $L = -1.194,3$ , g.l. = 5,  $p = 1$ ). Por lo tanto, los modelos exponenciales se adaptaron sin ninguna información espacialmente explícita. El número de enlaces entre los nodos del gráfico de los sitios pastoreados fue de  $L = 1.368$ , mientras que en el gráfico del sitio sin pastoreo fue de  $L = 482$ . Debido al carácter bipartito de estas redes, las tríadas (es decir tres nodos conectados mediante enlaces) no fue un resultado posible, ya que los árboles sólo pueden interactuar directamente con animales y no entre ellos.

En total se realizaron doce modelos candidatos para el gráfico de red de los sitios pastoreados y diez para el gráfico de sitios sin pastoreo (ver Anexo 3, Tabla 4.5). El efecto de los enlaces para los dos gráficos de redes fue altamente significativo, lo que implica que existe una influencia del número de interacciones sobre la probabilidad de observar las redes; es decir, la probabilidad de que ocurra una interacción entre un árbol y un animal es proporcional al número total de enlaces entre los nodos.

Para los sitios pastoreados, el modelo exponencial que contiene las doce variables predictivas (modelo completo) fue el que mejor explicó la variación en la conectividad de la red. Este modelo mostró que la altura de los árboles disminuye la probabilidad de interacción entre las plantas y los frugívoros (nodos) por un factor de  $\exp(-0,016847) = -1,07$ . Además, los frutos en la copa de los árboles aumentan la probabilidad de interacción entre los nodos por un factor de  $\exp(0,004764) = 1,005$ . Los atributos que disminuyeron significativamente la probabilidad de interacción fueron: la altura del árbol, el número de vecinos intraespecíficos, la cobertura media de vegetación debajo del dosel arbóreo, la variación en la cobertura de mantillo y la cobertura media del estrato bajo de vegetación en la escala de hábitat (Tabla 4.4). Por otro lado, los atributos que aumentaron significativamente la probabilidad de interacción fueron: el número de frutos en la copa del árbol, el número de vecinos interespecíficos, la variación de la cobertura del estrato alto de vegetación y la cubierta de mantillo en la escala de hábitat (Tabla 4.4).

Para la red del sitio sin pastoreo, el modelo que contiene las variables de tamaño de los árboles, la fecundidad, el vecindario y el microhábitat es el que tiene el valor de BIC más bajo (994). El modelo seleccionado mostró que, contrariamente al gráfico de red de los sitios pastoreados, el número de frutos en la copa de los árboles disminuye la probabilidad de interacción entre los árboles y los frugívoros por un factor de  $\exp(-0,007903) = -1,008$ .

Además, la altura del árbol aumenta la probabilidad de interacción en 1,01. En el gráfico de red del sitio sin pastoreo, los atributos que disminuyeron significativamente la probabilidad de interacción entre los árboles y los frugívoros fueron: el número de frutos en la copa y la media y variación de la cobertura vegetal debajo del dosel arbóreo (Tabla 4.4). Por el contrario, los atributos que aumentaron la probabilidad de interacción fueron: la altura del árbol, los frutos en el suelo y la cobertura media del suelo desnudo debajo del dosel de los árboles. Para este gráfico, ni las variables de vecindario ni los atributos del hábitat fueron significativos para explicar la probabilidad de interacción entre los árboles y los frugívoros (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Resultados de los modelos exponenciales de gráficos aleatorios seleccionados (ERGM) que evalúan los efectos de las características de los nodos (árboles) subyacentes a la estructura de los gráficos de redes de interacción (variable respuesta) para los sitios pastoreados y no pastoreados. El efecto de los enlaces (interacciones entre los nodos) representa la influencia de los patrones de interacción entre los árboles individuales de *Prosopis* y las especies de frugívoros; luego, se incluyen efectos adicionales de las variables específicas de los nodos. Los efectos significativos sugieren factores que aumentan o disminuyen la probabilidad de que un árbol interactúe con el conjunto de especies de frugívoros. EE= error estándar; d.e= desviación estándar; NS= no significativo.

| Modelos seleccionados                 | Variables predictoras            | Estimador | EE    | p valor |
|---------------------------------------|----------------------------------|-----------|-------|---------|
| Gráfico de<br>pastoreados ~<br>sitios | enlaces                          | 21,05     | 2,55  | <0,0001 |
|                                       | Altura de los árboles            | -0,02     | 0,002 | <0,0001 |
|                                       | Frutos en la copa                | 0,005     | 0,001 | 0,0007  |
|                                       | Vecinos interespecíficos         | 0,16      | 0,06  | 0,01    |
|                                       | Vecinos intraespecíficos         | -0,39     | 0,08  | <0,0001 |
|                                       | Cobertura media vegetación       | -4,72     | 0,62  | <0,0001 |
|                                       | Suelo desnudo (d.e)              | 1,56      | 1,34  | NS      |
|                                       | Mantillo (d.e)                   | -5,21     | 1,59  | 0,001   |
|                                       | Estrato bajo de altura (d.e)     | 2,15      | 1,14  | 0,06    |
|                                       | Estrato medio de altura (d.e)    | 0,74      | 1,11  | NS      |
|                                       | Estrato alto de altura (d.e)     | 4,33      | 1,09  | <0,0001 |
|                                       | Mantillo (hábitat)               | 4,66      | 0,59  | <0,0001 |
|                                       | Estrato bajo de altura (hábitat) | -1,58     | 0,44  | 0,0004  |
| Gráfico del sitio no<br>pastoreado ~  | enlaces                          | -5,37     | 1,47  | 0,0003  |
|                                       | Altura de los árboles            | 0,01      | 0,001 | <0,0001 |
|                                       | Frutos en la copa                | -0,008    | 0,002 | <0,0001 |
|                                       | Frutos en el suelo               | 0,008     | 0,002 | 0,0001  |
|                                       | Vecinos interespecíficos         | 0,04      | 0,03  | NS      |
|                                       | Cobertura media vegetación       | -2,72     | 0,39  | <0,0001 |
|                                       | Cobertura vegetación (d.e)       | -1,14     | 0,39  | 0,004   |
|                                       | Suelo desnudo                    | 2,38      | 0,53  | <0,0001 |
|                                       | Estrato bajo de altura (d.e)     | 0,86      | 0,56  | NS      |
|                                       | Estrato medio de altura          | -0,24     | 0,44  | NS      |



## 4.5 Discusión

De acuerdo con la hipótesis planteada, las redes de interacción entre plantas individuales y animales frugívoros en los sitios pastoreados y sin ganadería se estructuraron por rasgos ecológicos individuales y se vieron afectadas por modificaciones del hábitat. Sin embargo, la cantidad de interacciones entre los árboles y los frugívoros (la estructura de las redes) no difirió, y la intensidad de interacción de las especies de frugívoros se mantuvo significativamente consistente entre los sitios sin ganadería y con pastoreo. Ambas redes fueron significativamente modulares, siendo la red de los sitios pastoreados la que mostró una mayor cantidad de módulos. Para los sitios con pastoreo, las variables que describen las características individuales de los árboles, el vecindario que rodea a cada árbol, el microhábitat y el hábitat fueron los que mejor explicaron la correlación entre las visitas de los frugívoros y los rasgos de las plantas. No obstante, no se encontró una correlación significativa de estas variables para las interacciones planta-frugívoros en los sitios sin ganadería. Finalmente, se lograron identificar los rasgos ecológicos que explicaron la estructura de las redes individuales de interacción. El signo y la significancia de los parámetros ecológicos incluidos en los modelos difirieron entre los dos gráficos de redes. Estos resultados muestran que, tanto el tipo de uso de la tierra como la heterogeneidad de los rasgos individuales influyen en la estructura de las redes de interacción mutualistas.

### 4.5.1 Redes individuales de interacción en diferentes usos de la tierra

Evaluar el impacto de los cambios ambientales en las interacciones ecológicas es crucial para lograr predecir mejor sus consecuencias en el mantenimiento de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos brindados a los seres humanos (Tylianakis *et al.* 2008; Eckert *et al.* 2009; Kiers *et al.* 2010). Una manera de evaluar la susceptibilidad de las redes de interacción a las actividades antrópicas es examinar la topología de las mismas (Tylianakis *et al.* 2010; Spiesman e Inouye 2013; Vanbergen *et al.* 2017). Considerando este enfoque, se encontró que las especies de animales frugívoros que constituyen el núcleo de las interacciones con *Prosopis* (*M. australis*, *G. griseoflavus* y *A. dolores*) no difieren entre las redes de sitios con y sin pastoreo excepto, como era esperable, las especies domésticas (vacas y caballos) que interactuaron con los árboles sólo en los sitios con ganadería. Por lo tanto, la composición del

ensamble de animales frugívoros no se vio significativamente afectada por el tipo de actividad antrópica estudiada en este caso. No obstante, sí se encontraron diferencias entre ambas condiciones en cuanto a la forma en que se estructuraron las interacciones entre las plantas y los frugívoros y las variables ecológicas que predicen la estructura de las redes. Investigaciones previas han documentado efectos de las actividades humanas sobre la dispersión de semillas (Markl *et al.* 2012), frecuentemente asociados a la pérdida de especies o a cambios drásticos en los ensambles de mutualistas. Los resultados aquí presentados indican que las modificaciones del hábitat relacionadas con perturbaciones, como el pastoreo, también pueden desencadenar cambios en los patrones de interacción de los árboles individuales dando lugar a cambios estructurales en las redes de interacción. A pesar de no abordarse en este estudio, tales cambios en los patrones de interacción en áreas pastoreadas y no pastoreadas probablemente afectan la efectividad de la dispersión de semillas en los dos tipos de paisajes, ya que se ha documentado que el reclutamiento de *Prosopis* depende de niveles moderados de pastoreo (Brown y Archer 1989; Aschero y García 2012).

Al analizar las redes a escala de individuos, se encontró que las mismas se organizan en módulos de plantas altamente conectadas por animales frugívoros y que la modularidad fue mayor en los sitios pastoreados, en comparación con sitios sin pastoreo. El efecto de la modularidad en las redes mutualistas se ha explicado mediante dos enfoques principales, por un lado, las redes modulares son consideradas menos cohesivas, en las cuales la probabilidad de fragmentación de la red aumenta cuando se eliminan las especies que actúan como conectoras de los módulos (Melián y Bascompte 2004; Jordano *et al.* 2006). Por otro lado, se ha propuesto que es más probable que cualquier perturbación afecte en gran medida y se propague más rápido a través de una red no modular que a través de una red modular (Olesen *et al.* 2007; Gilarranz *et al.* 2017). Aquí, la red de interacción de los sitios pastoreados fue más modular que la del sitio sin pastoreo, probablemente debido al efecto mismo del pastoreo y a los consecuentes cambios en el hábitat. Además, las tierras pastoreadas se caracterizan por un mosaico de parches de vegetación y de suelo desnudo (Tabeni *et al.* 2007), mientras que las áreas no pastoreadas presentan una estructura de hábitat más homogénea (Tabeni *et al.* 2007; Campos *et al.* 2016). Por lo tanto, la mayor heterogeneidad espacial que se registra en los sitios pastoreados, y su relación con los hábitats requeridos por las distintas especies de mamíferos, podría ser la explicación de la mayor modularidad que se observa en la red mutualista de interacción. Por otro lado, la mayoría de los módulos se organizaron por una sola especie animal, estructura que puede implicar una red de interacción más frágil en la que cualquier efecto sobre un frugívoro podría afectar la estructura de todo un módulo. Además,

el hecho que una sola especie animal interactúe con varios árboles podría suponer una disminución en su competencia por los frutos con otras especies de animales.

Los estudios a escala de comunidad han encontrado que las redes mutualistas son menos modulares que las redes antagónicas (Thébault y Fontaine 2010). Por otro lado, cuando se estudió a escala de individuos, la modularidad fue una característica de la topología en redes de polinización (Dupont *et al.* 2014; Tur *et al.* 2014) y en redes de frugivoría cuando se evaluaron interacciones entre plantas y múltiples grupos de animales dispersores de semillas (Donatti *et al.* 2011). Sin embargo, los estudios que incluyen solo un único grupo de dispersores de semillas (por ejemplo, murciélagos) encontraron que las redes son anidadas y menos modulares (Fortuna *et al.* 2010). No obstante, en este trabajo se evaluó un solo grupo de animales frugívoros, mamíferos, encontrándose que la modularidad es un patrón topológico significativo de estas redes basadas en individuos. Aunque no se incluyó información ecológica de los animales en los análisis, la modularidad también podría explicarse por el hecho de que el ensamble de frugívoros de *Prosopis* está compuesto por un grupo taxonómicamente diverso, desde roedores pequeños (<100 g, por ejemplo, *Graomys griseoflavus*) hasta carnívoros medianos (*Lycalopex griseus*). Además, el patrón modular refleja la variabilidad de los rasgos entre los árboles y cómo estos rasgos individuales se relacionan con los requisitos particulares del hábitat por parte de las especies de frugívoros (Tabeni y Ojeda 2003).

Las especies que interactuaron con un gran número de árboles de *Prosopis* y formaron módulos de una sola especie en ambos usos de la tierra fueron *Microcavia australis* y *Akodon dolores*. Los otros frugívoros reorganizaron sus interacciones de acuerdo con sus patrones de ocurrencia en los dos tipos de usos de la tierra, por lo tanto, formaron módulos por sí mismos o compartieron módulos con otras especies (Figura 4.2). De acuerdo con estudios previos en el área (Campos *et al.* 2016; Miguel *et al.* 2017; Tabeni *et al.* 2017), se encontró que la especie de roedor *G. griseoflavus* es también un visitante frecuente de los árboles de *Prosopis*. Esta especie formó módulos con otras especies de animales en ambas redes. Por lo tanto, los patrones de interacción de los árboles de *Prosopis* parecen estar impulsados por la estructura del hábitat y por las diferencias de preferencia de microhábitat de las especies de mamíferos, con una influencia prominente del pastoreo que determina la heterogeneidad de la cobertura vegetal (Okin *et al.* 2015) modulando así las preferencias específicas.

#### 4.5.2 Dependencia del contexto de las visitas de los frugívoros a los árboles

Los rasgos relacionados con el tamaño del árbol y la fecundidad, el vecindario, la fisonomía del microhábitat que rodea inmediatamente a los árboles individuales y las variables del hábitat a mayor escala se correlacionan fuertemente con las visitas de los frugívoros a las plantas en los sitios pastoreados. Sin embargo, en los sitios sin pastoreo no se encontró este patrón de correlación.

Por un lado, los microhábitats caracterizados por una alta proporción de suelo desnudo y cobertura de los estratos de vegetación de alturas media y alta debajo de las copas de los árboles se correlacionaron negativamente con las visitas de los frugívoros. Por otro lado, la variación de la cobertura vegetal y del estrato bajo de vegetación debajo de las copas de los árboles, además de la cobertura del estrato bajo y medio de vegetación en el hábitat cercano a los árboles, se correlacionó positivamente con las visitas de los frugívoros. Estos resultados indican que los árboles que crecen en un microhábitat más complejo reciben menos visitas de los frugívoros que los que crecen en espacios más abiertos, en los sitios pastoreados. Estos patrones resultantes reflejan un paisaje heterogéneo, con diferentes fisonomías arbóreas y entornos que influyen en la visita de los frugívoros a los árboles. Sin embargo, en el sitio sin pastoreo, otras variables ecológicas y abióticas no evaluadas aquí, podrían estar influyendo y explicando los patrones de visitas de los frugívoros. La exclusión del ganado no sólo favorece el desarrollo de una cobertura más homogénea de la vegetación, modificando así las condiciones para las interacciones con los animales frugívoros (Campos *et al.* 2016), sino que también influye en el reclutamiento de *Prosopis* (Brown y Archer 1989; Aschero y García 2012).

De forma similar a estudios previos (Carlo 2005; Dupont *et al.* 2014), los resultados del presente trabajo muestran que la producción de frutos explica significativamente las visitas de los frugívoros a los árboles. Además, el vecindario que rodea a cada árbol de *Prosopis* junto con las variables que describen el microhábitat y el hábitat también fueron significativas en las variables canónicas. La influencia del microhábitat y el hábitat en las visitas de los frugívoros solamente en los sitios pastoreados puede responder al hecho de que la actividad de pastoreo por grandes herbívoros modifica la estructura de la vegetación a diferentes escalas espaciales, alterando el hábitat requerido por otras especies animales (Tabeni y Ojeda 2003; Tabeni *et al.* 2007), lo que a su vez podría afectar la visita de los frugívoros a las plantas (Campos *et al.* 2016). Esta influencia de la fisonomía de la vegetación en el lugar de crecimiento de los árboles y su entorno inmediato, conduciendo a determinados

patrones de visitas de frugívoros, es especialmente evidente en paisajes heterogéneos con mosaicos de vegetación y suelo descubierto (Jordano y Schupp 2000; Carlo *et al.* 2007; Morales *et al.* 2012), que caracterizan a los campos con ganadería.

#### 4.5.3 Correlatos ecológicos subyacentes a las redes de interacción

Los resultados de los modelos exponenciales mostraron que diferentes conjuntos de variables ecológicas explican la probabilidad de interacción entre los árboles individuales y las especies de frugívoros (nodos). Este tipo de análisis resultó ser una herramienta muy útil para reconocer los rasgos ecológicos que modelan la estructura de las redes de interacción en diferentes contextos de usos de la tierra. Tradicionalmente, el análisis de redes se ha centrado en detectar y describir la estructura de las redes tales como el anidamiento, la modularidad y la conectancia dentro de un marco descriptivo (Bascompte y Jordano 2014), y en reconocer los rasgos ecológicos y evolutivos más probables que predicen tales patrones (Vázquez *et al.* 2009). Por lo tanto, el tipo de análisis utilizado aquí constituye uno de los primeros intentos en aplicar este marco predictivo al análisis de redes de interacción ecológicas (Kolaczyk y Csárdi 2014).

La variación en los rasgos individuales se reconoce como una fuerza importante en la estructuración de las redes de interacción (Olesen *et al.* 2010; Donatti *et al.* 2011; Dupont *et al.* 2014). Particularmente, la producción de frutos es un rasgo de las plantas que influye en la actividad de los animales dispersores (Jordano y Schupp 2000; Blendinger y Villegas 2011). De acuerdo con esto, los resultados mostraron que la fecundidad (el número de frutos producidos) es un rasgo individual significativo que aumentó la fuerza de las interacciones planta-frugívoro en las dos redes construidas. Sin embargo, otras variables individuales incluidas en el análisis, como la altura del árbol, tuvieron un efecto contrario en ambos gráficos de redes; mientras que en la red de los sitios pastoreados la altura de los árboles disminuyó la probabilidad de interacción con los frugívoros, en los sitios no pastoreados la altura de los árboles aumentó la probabilidad de interacción. Estos resultados podrían explicarse por el hecho de que existe una mayor densidad de árboles adultos de *Prosopis* en el área protegida en comparación a los bosques pastoreados (Aschero y Vázquez 2009), lo cual puede explicar que árboles más añejos y más altos atraigan más frugívoros en la Reserva comparados con los campos ganaderos.

La composición y la densidad del vecindario también constituyen aspectos previamente estudiados en la interacción planta-frugívoros (Carlo 2005; Morales *et al.* 2012). Los resultados mostraron que para los árboles de *Prosopis* que se encuentran en sitios pastoreados, estar en un vecindario interespecífico (es decir, rodeados por plantas de otras especies) tiene un efecto positivo en su interacción con frugívoros en comparación con sitios de crecimiento con un vecindario intraespecífico. Además, los vecindarios intraespecíficos disminuyeron significativamente las probabilidades de interacción entre plantas y frugívoros, lo cual es respaldado por resultados previos que encontraron un efecto negativo de vecindarios conespecíficos sobre la actividad de los dispersores (Carlo *et al.* 2007). Esto se ha explicado como una forma de competencia intraespecífica, es decir, vecindarios compuestos por varias especies de plantas pueden resultar más atractivos para los animales frugívoros que vecindarios compuestos por una única especie (Carlo *et al.* 2007). No obstante, y de manera similar a otros estudios (Blendinger y Villegas 2011), la densidad del vecindario que rodea a cada árbol focal en la red sin pastoreo no fue una variable predictiva significativa en los modelos. Por lo tanto, las redes de interacción en tierras sin pastoreo parecen responder más a características individuales y locales (es decir, fecundidad, altura del árbol y fisonomía de microhábitat) cuyo efecto desaparece cuando se consideran escalas de vecindario y de hábitat.

De acuerdo con las variables que describen el microhábitat en el que crecen los árboles individuales, se encontró que la probabilidad de interacción entre *Prosopis* y los frugívoros en los sitios con pastoreo aumentó con una alta cobertura de plantas del estrato alto (1 m a 1,4 m) y disminuyó con una cubierta vegetal alta debajo del dosel del árbol. Por otro lado, en la red del sitio sin pastoreo, la probabilidad de interacción entre los frugívoros y los árboles aumentó con un incremento en la proporción de suelo desnudo debajo del dosel y disminuyó cuando aumenta la cobertura vegetal debajo de la copa del árbol. Sólo en los sitios pastoreados las variables de hábitat fueron significativas en los modelos; mientras que la cobertura de mantillo aumenta la probabilidad de interacción entre los nodos, la cobertura del estrato bajo disminuye la probabilidad de interacción.

En síntesis, en los sitios con pastoreo los árboles más bajos que producen gran cantidad de frutos, con poca cobertura vegetal debajo de su dosel, rodeados de vecinos interespecíficos y con menor cobertura del estrato bajo en el paisaje cercano, tienen mayor probabilidad de interactuar con frugívoros. Por otro lado, árboles más altos con alta densidad de frutos en el suelo, y con alta proporción de suelo desnudo debajo de la copa de los árboles fueron los rasgos de *Prosopis* que aumentaron su probabilidad de interacción con los frugívoros en el sitio sin pastoreo. Un aspecto por evaluar en el futuro será estudiar cuán

robustas son las redes de interacción en el tiempo (es decir, el componente temporal de las interacciones interespecíficas, Valverde *et al.* 2016), considerando variaciones en la abundancia de los animales y en la producción de frutos de *Prosopis* entre los años y evaluando posibles efectos de competencia por los frutos entre los mamíferos.

## 4.6 Conclusiones

El manejo antrópico de las tierras no sólo influye en los patrones topológicos de las redes mutualistas, sino también en las visitas de los frugívoros a los árboles de *Prosopis* mediante la modificación de la estructura de la vegetación y de la complejidad del hábitat. Además, la variación individual en los rasgos ecológicos afectó significativamente la estructura de las redes de interacción, específicamente en los sitios pastoreados. Mediante el uso de modelos exponenciales de gráficos aleatorios (ERGM) se avanzó en la identificación de los rasgos ecológicos específicos a diferentes escalas (de individuo, microhábitat, vecindario y hábitat) que explican las redes de frugivoría observadas. Las aplicaciones futuras de este marco de modelización pueden ayudar a describir o predecir rasgos de árboles individuales que concentran una gran cantidad de interacciones con especies de frugívoros. Este enfoque podría ser especialmente útil para identificar árboles clave para conservar dentro del área protegida y para proponer pautas de manejo que promuevan el acceso de los frugívoros dispersores de semillas.

## Capítulo V

### Discusión general

La dispersión de semillas es un proceso ecológico clave ya que es el mecanismo natural por el cual las plantas logran moverse en respuesta a cambios ambientales. De esta manera, la dispersión de semillas interviene en el mantenimiento de las poblaciones de plantas en un sitio, permitiéndoles además expandir su rango de distribución (Howe 2016). Las semillas pueden ser dispersadas por animales a escalas local, regional y hasta incluso a escala intercontinental, en el caso de ser transportadas por aves migratorias (Farwig y Berens 2012). La dispersión de semillas también es un proceso que interviene en el mantenimiento de los ecosistemas (Santos *et al.* 2017) porque facilita la regeneración natural de las especies de plantas utilizadas para extracción de madera y alimentos (Wenny *et al.* 2011; Santos *et al.* 2017), permite la regeneración natural de áreas degradadas (Howe 2016) y, en consecuencia, contribuye al secuestro de carbono atmosférico por las especies de plantas leñosas (Bello *et al.* 2015). La importancia de la interacción entre las plantas con frutos y los animales dispersores se evidencia también en el alto porcentaje de especies que dependen de animales para dispersar sus semillas. Así, por ejemplo el 90% de las especies de plantas leñosas en zonas tropicales son dispersadas por animales (Howe y Smallwood 1982) y hasta el 60% en zonas templadas (Willson *et al.* 1990). El proceso de dispersión de semillas involucra interacciones generalizadas entre especies, es decir, es un tipo de mutualismo poco especializado (Schleuning *et al.* 2012; Perea *et al.* 2013). Esta característica determina que la dependencia obligada de una especie sobre la otra sea poco común (Jordano 2000; Bronstein 2015); lo cual, permite una redundancia funcional en relación al papel que diversas especies de animales cumplen en el proceso de dispersión de semillas (Bueno *et al.* 2013; González-Castro *et al.* 2015).

Las actividades humanas pueden impactar en forma directa o indirecta sobre las poblaciones de animales y por lo tanto en el proceso de dispersión de semillas (Galetti y Dirzo 2013). Por ejemplo, entre las mayores amenazas directas se encuentra la caza indiscriminada de animales de gran porte (Wright 2003), lo cual compromete a la dispersión de plantas con semillas grandes y en consecuencia a la regeneración natural de los bosques (Galetti *et al.* 2016). Mientras que las amenazas indirectas tales como, la tala de árboles, la fragmentación y



los cambios en el uso de la tierra, modifican el hábitat disponible de los animales dispersores (Guariguata *et al.* 2002; Farwig y Berens 2012). La pérdida de animales dispersores de semillas puede conducir a un menor reclutamiento de plántulas (Forget y Jansen 2007), a una agregación de plántulas en torno a la planta madre (Forget *et al.* 2001), a una menor distancia de dispersión si las semillas son dispersadas mayormente por animales de tamaño corporal pequeño (Markl *et al.* 2012; Pérez-Méndez *et al.* 2015) y a una mayor depredación de semillas (Galetti *et al.* 2006, 2015a).

En esta Tesis se evaluó el efecto de una actividad económica común en tierras secas, la ganadería, sobre la primera Etapa de Interacción de la dispersión de semillas de una especie leñosa nativa, *Prosopis flexuosa*. Específicamente, se caracterizó la estructura del hábitat en sitios bajo diferentes usos de la tierra y se evaluó su efecto sobre la remoción de frutos por especies animales con diferentes papeles funcionales en la dispersión de semillas de *Prosopis*. Además, se evaluó el efecto de los bordes alambrados sobre la abundancia de pequeños mamíferos y la interacción entre plantas y frugívoros. Finalmente, se incorporó el análisis de la heterogeneidad individual de los árboles de *Prosopis* al efecto del manejo antrópico en la estructuración de redes individuales de interacción planta- frugívoros. En cada capítulo se compararon dos tipos de manejo, campos con ganadería y un área protegida (Reserva MaB) aledaña excluida del ganado (Ojeda *et al.* 1998). Por lo tanto, la Reserva representa una situación de comunidad de bosque sin actividad de herbívoros de gran porte. El herbívoro nativo de mayor tamaño dentro del área protegida es *Dolichotis patagonum* (“mara”; tamaño corporal medio= 8 kg), por ende, el grado de pastoreo natural en la Reserva es diferente comparado al pastoreo por animales domésticos que ocurre en los campos ganaderos (McNaughton 1993).

A continuación, se presentan y discuten las principales conclusiones de la Tesis doctoral.

## 5.1 Metodologías de muestreo utilizadas

Esta Tesis doctoral y los manuscritos que de ella se desprenden, constituyen los primeros trabajos realizados en la provincia fitogeográfica del Monte utilizando trampas cámara como

metodología de observación para estimar variables ecológicas (ver también Campos *et al.* 2016). Específicamente, las cámaras permitieron identificar a las especies que remueven frutos de *P. flexuosa* y determinar el número de visitas y el número de frutos removidos por las diferentes especies. Estas variables conforman la Etapa de Dispersión o de Interacción del proceso de dispersión de semillas mediado por animales y el componente cuantitativo de la Efectividad de la dispersión de semillas (Jordano y Schupp 2000; Schupp *et al.* 2010, 2017). El uso de esta metodología de observación permitió registrar por primera vez la remoción de frutos de *P. flexuosa* por las siguientes especies de mamíferos: *Ctenomys mendocinus*, *Conepatus chinga*, *Chaetophractus vellerosus* y *Tupinambis rufescens*. Además, con la información obtenida por las trampas cámara se pudo registrar a las especies más frecuentes en visitar los árboles de algarrobo, lo cual se considera un estimador de la abundancia de las poblaciones en los sitios. Es decir, se espera que las poblaciones más abundantes visiten con mayor frecuencia a los árboles que las poblaciones localmente menos abundantes (Schupp *et al.* 2010).

Por otro lado, el uso de trampas de captura viva (trampas Sherman; ver Capítulo III) permitió estimar la abundancia local de las poblaciones de roedores pequeños (< 100 g), y de esta manera se observó que las especies más abundantes en las trampas Sherman también se registran con una alta frecuencia en las cámaras (*Graomys griseoflavus* y *Akodon dolores*). Mediante el uso combinado de estas dos metodologías, trampas de captura viva y trampas cámara, se observó que *Eligmodontia typus* no removió frutos de algarrobo ni tampoco visitó a los árboles durante los experimentos de remoción de frutos, aunque estaba presente en los sitios ya que fue capturada en las trampas Sherman. Sin embargo, un estudio previo en laboratorio reconoce a este roedor con la habilidad de transportar y almacenar un alto número de semillas de *Prosopis* (Giannoni *et al.* 2013). Los resultados obtenidos combinando ambas metodologías podrían indicar que, en estado natural, la remoción de frutos de algarrobo por *E. typus* es poco frecuente.

Las trampas cámara representan una herramienta muy útil para documentar o estimar variables ecológicas de especies que alteran su comportamiento ante la presencia de observadores (Pebsworth y LaFleur 2014). Para el caso del ensamble de frugívoros aquí estudiado, es decir, animales terrestres con diferentes patrones de actividad y de diferente tamaño corporal, esta metodología resultó adecuada para lograr la observación diurna y nocturna de las especies y para cuantificar el número de visitas y de frutos removidos. Además, la orientación vertical de las trampas cámara permitió identificar a los visitantes (De

Bondi *et al.* 2010; Villaseñor *et al.* 2015) y contabilizar el número de frutos removidos durante sus visitas a los árboles (Grünewald *et al.* 2010). Así como cualquier otra metodología de muestreo, la forma en que se ubican y orientan las trampas cámara debe estar relacionada con las preguntas y los objetivos específicos de cada trabajo (Pebsworth y LaFleur 2014). Por ejemplo, si se pretende estimar la abundancia relativa de vertebrados terrestres, las cámaras suelen colocarse de a pares en el suelo y orientadas horizontalmente (Rovero y Marshall 2009). De esta forma, y teniendo en cuenta los objetivos planteados aquí, las trampas cámara fueron orientadas verticalmente, colocadas sobre los árboles a 1,5 m de altura y enfocadas hacia los frutos de algarrobo (ver por ejemplo, Grünewald *et al.* 2010; Prasad *et al.* 2010; Villaseñor *et al.* 2015). Por otro lado, los ensayos utilizando trampas cámara presentaron dos de los inconvenientes más comunes observados en esta metodología, los cuales son la pérdida de información debido a la no activación de las cámaras (por lo tanto, hubo ausencia de registro de actividad animal en algunas de las estaciones de muestreo) y, múltiples fotos sin registro de animales (por ejemplo, cuando las cámaras se activan por el movimiento de las plantas; O'Connell *et al.* 2011). Estos inconvenientes no alteraron los resultados de los experimentos, debido a que el primero implicó que algunas trampas cámara no funcionaran, y, el segundo a una gran cantidad de fotografías sin registro de animales.

Los estudios previos conducidos en el Monte con el objetivo de caracterizar el papel de los animales en la dispersión de semillas de *Prosopis* han empleado metodologías de recopilación de datos diferentes a la utilizada en esta Tesis, las cuales son: recolección de heces y análisis de viabilidad y germinación de semillas en laboratorio (por ejemplo Campos y Ojeda 1997) y, experimentos en cautiverio y a campo para evaluar el comportamiento de almacenamiento de semillas por los animales (Giannoni *et al.* 2013; Campos *et al.* 2017). Las preguntas abordadas en estos trabajos se relacionan con el componente cualitativo de la dispersión de semillas, es decir, evalúan el proceso luego de la remoción de los frutos por los animales (Etapa de Post-Interacción; Schupp *et al.* 2017). En cambio, los resultados obtenidos a partir de los experimentos desarrollados en esta Tesis aportan información sobre la primera Etapa de Interacción de los árboles de *Prosopis* y el ensamble de animales removedores de frutos.

## 5.2 Animales frugívoros relacionados con *P. flexuosa*

Los animales que removieron frutos de *P. flexuosa* corresponden en su mayoría a especies de mamíferos terrestres. Una única especie de reptil (*Tupinambis rufescens*, Lacertilia: Teiidae) fue registrada por primera vez en estos sitios de estudio removiendo frutos de algarrobo. Dentro del grupo de los mamíferos, 12 especies pertenecientes a cinco Familias fueron registradas por las trampas cámara interactuando con los frutos de *P. flexuosa* (lista de especies Tabla 4.1; ver fotografías Anexo 1). El Orden de animales más representativo en el ensamble de frugívoros de *P. flexuosa* es Rodentia, representado por 3 familias (Muridae, Caviidae, Ctenomyidae) y seis especies diferentes. Las únicas especies exóticas registradas en este trabajo corresponden a los herbívoros domésticos *Bos taurus* (vaca) y *Equus caballus* (caballo). Estos animales removieron frutos de algarrobo únicamente en los sitios con ganadería, debido a la exclusión del ganado en el área protegida.

De las especies registradas por el mayor número de trampas cámara y con el mayor número de frutos removidos (*Graomys griseoflavus*, *Akodon dolores*, *Microcavia australis*, *Lycalopex griseus*, *B. taurus* y *Dolichotis patagonum*) se cuenta con información previa acerca de su papel en la dispersión de semillas de *P. flexuosa* (Campos y Ojeda 1997; Giannoni *et al.* 2001; Campos *et al.* 2008, 2011; 2017; Giannoni *et al.* 2013; Campos y Velez 2015). Mientras que, para otras especies que fueron registradas por las trampas cámara removiendo una menor cantidad de frutos, *Ctenomys mendocinus*, *T. rufescens*, *Conepatus chinga* y *Chaetophractus vellerosus*, no se conoce su efectividad en la dispersión de semillas de algarrobo. Sin embargo, estudios previos han descripto especies de lagartos en ambientes insulares (por ejemplo, en islas Baleares y Canarias; Olesen y Valido 2003) y a especies de la Familia Teiidae (Varela y Bucher 2002) como importantes dispersores de semillas. En cuanto a *Ctenomys* sp., se la ha descripto con la capacidad de dispersar esporas de hongos formadoras de micorrizas (Fracchia *et al.* 2011). También se ha reconocido que especies del género *Conepatus* y *Chaetophractus* incluyen frutos y semillas en sus dietas (Willson 1993; Medina *et al.* 2009; Vaz *et al.* 2012). Esta información remarca el resultado novedoso de *T. rufescens*, *C. mendocinus*, *C. chinga* y *C. vellerosus* removiendo frutos de *Prosopis* y podría ser considerada para evaluar el papel de estas especies en el proceso de dispersión de semillas de algarrobo.

La distancia a la que las semillas pueden ser movidas depende del tamaño corporal de los dispersores (Jordano *et al.* 2007). Es decir, los animales de tamaño corporal grande tienen mayor capacidad de movimiento y mayor tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo que los de tamaño pequeño y, por ende, pueden mover semillas a distancias más

alejadas desde la planta madre (Spiegel y Nathan 2007; Correa Cortes y Uriarte 2012). Por otro lado, el mayor tiempo de retención en el tracto digestivo de los animales tiene implicancias en el tratamiento químico que las semillas experimentan y por lo tanto en su viabilidad (Or y Ward 2003). Considerando el tamaño corporal de los visitantes más frecuentes de los árboles de *Prosopis*, los eventos de dispersión de semillas a largas distancias quedarían restringidos a las especies de herbívoros domésticos de tamaño grande (principalmente vacas) y a especies de tamaño mediano, como el zorro gris (*L. griseus*). No obstante, debido a que los alambrados de los campos con ganadería impiden el movimiento de los animales domésticos, pero no así el de los animales más pequeños (Wisdom *et al.* 2013), las especies con verdadero potencial de desplazarse entre los sitios y mover semillas a través del paisaje serían las especies medianas (por ejemplo, *L. griseus*, *D. patagonum*, *M. australis*, *C. chinga*, *C. vellerosus* y *T. rufescens*). De estas especies nativas sólo se reconocen a *L. griseus* y *D. patagonum* como dispersores por endozoocoria (Campos y Ojeda 1997) y a *M. australis* como dispersor por almacenamiento de las semillas de algarrobo (Campos *et al.* 2017), sin contar aún con estudios acerca del papel de las otras especies medianas en la dispersión de *Prosopis*.

Esta información resulta muy útil considerando el contexto de cambios en el uso de la tierra y la conservación de los bosques nativos de *P. flexuosa* y de toda la comunidad de animales y plantas asociadas. En definitiva, el mantenimiento de las poblaciones de algarrobo, principal especie leñosa en los ecosistemas del Monte (Álvarez *et al.* 2011), está restringido a un número limitado de especies dispersoras de sus semillas, lo que incrementa la importancia de su conservación. Aún quedan por ser evaluados algunos aspectos como la distancia a la que las semillas pueden ser dispersadas y la posible conectividad funcional entre los campos con ganadería y el área protegida mediante el flujo de semillas y la sombra de semillas que arriban a los sitios (Janzen 1970; Jordano 2007; Correa Cortes y Uriarte 2012).

### 5.3 Efecto de los usos de la tierra sobre la dispersión de semillas de *P. flexuosa*

Se encontraron evidencias a favor de la hipótesis general de esta Tesis, en la cual se propone que los usos de la tierra afectan a la dispersión de semillas de *P. flexuosa* por animales. Si

bien el ensamble de frugívoros que interactúa con los frutos de *P. flexuosa* no difiere entre los sitios con diferente manejo (Capítulo IV) y tampoco se encontraron diferencias en el número total de frutos removidos entre los sitios con ganadería y el área protegida (Capítulo II), existen diferencias en la intensidad y la frecuencia en que frugívoros con diferentes papeles funcionales interactúan con las plantas y en la forma en que se estructuran las interacciones en cada tipo de manejo. De esta forma, la actividad de visita y de remoción de frutos por las especies depredadoras de semillas es mayor en el área protegida, mientras que la actividad de las especies dispersoras de semillas de algarrobo es mayor en los sitios con ganadería.

Por otro lado, se encontró que la estructura vegetal explica la interacción entre los mamíferos frugívoros y las plantas de *P. flexuosa*. La remoción de frutos por los animales dispersores de semillas se asocia a lugares con menor cobertura vegetal y espacios más abiertos, a diferencia de la remoción de frutos por las especies depredadoras de semillas (Capítulo III). Estos resultados se relacionan con descripciones previas acerca de los hábitats seleccionados por estas especies, es decir, roedores pequeños asociados a microhábitats con alta cobertura de herbáceas y arbustos (Corbalán 2006) y especies de mamíferos medianos asociadas a ambientes más abiertos y con menor cobertura vegetal (Tognelli *et al.* 1995; Rodríguez 2009; Rost *et al.* 2012). Entonces, las modificaciones en la comunidad vegetal debido al pastoreo por herbívoros de gran porte afectan a la interacción entre los animales frugívoros y los árboles de *Prosopis*. Además, una de las modificaciones del hábitat asociadas al manejo por ganadería, los bordes alambrados y mantenidos sin vegetación como “caminos cortafuego” (evaluados en el Capítulo III), también generan un patrón claro de actividad de las distintas especies de frugívoros y de la abundancia de roedores desde los bordes y hacia el interior de los sitios. Este patrón fue explicado por las variables de coberturas de plantas y de suelo desnudo (Figura 3.2).

Los estudios clásicos de restauración ecológica suelen evaluar la recuperación de un sitio luego de un disturbio estudiando principalmente el grado de restauración de la comunidad vegetal (Aronson *et al.* 1993), con la consiguiente recuperación pasiva de las poblaciones animales (Corlett 2016). No obstante, el manejo de las áreas protegidas debe incluir además un enfoque funcional entre los objetivos de conservación a cumplir. Es decir, en el contexto global de modificaciones antrópicas de la tierra es crucial tanto la conservación de las especies como la conservación de sus interacciones y de los servicios brindados por los ecosistemas (Hansen y DeFries 2007). Sin embargo, la mayoría de las reservas del mundo quedan inmersas en entornos modificados por actividades antrópicas (por ejemplo, campos

agrícolas, ciudades, etc.) que muchas veces constituyen una matriz hostil para la biodiversidad que las áreas protegen (DeFries *et al.* 2010). En el caso de la Reserva estudiada aquí (Reserva MaB Ñacuñán), se evidencia un incremento en la cobertura de plantas con respecto a los campos ganaderos y una mayor abundancia de mamíferos nativos de tamaño pequeño, lo cual trae aparejado un incremento en la función de depredación de semillas de *P. flexuosa* (Giannoni *et al.* 2013). Sumado a esto, algunos resultados mostraron una posible desconexión entre la Reserva y los campos con ganadería en cuanto al movimiento de los roedores pequeños, dado que la abundancia de estas especies disminuye a través de los bordes que separan los sitios (Figura 3.4) y la recaptura de animales pequeños entre sitios resulta muy baja.

Por otro lado, además de la estructura del hábitat que caracteriza a cada tipo de manejo evaluado, la interacción entre los árboles de *Prosopis* y las especies de frugívoros está influenciada por la heterogeneidad de rasgos individuales de las plantas (Capítulo IV). Es decir, los factores que modulan las interacciones entre los árboles con frutos y los animales frugívoros ocurren a diferentes escalas, desde la escala de individuo a escala de hábitat. Variables individuales como el tamaño del árbol y el número de frutos producidos, como así también la fisonomía del sitio de crecimiento de los árboles y el vecindario de plantas que los rodean, son factores que también explican la visita y remoción de frutos por las especies de animales.

Las redes de interacción que forman las poblaciones de algarrobo en el área protegida y en los campos con ganadería se caracterizan por grupos de árboles altamente conectados que comparten interacciones con determinadas especies de animales (módulos). Así mismo, el número de módulos que se observa en las redes de los sitios con ganadería es mayor que el observado para el área protegida lo cual puede deberse a la mayor heterogeneidad de hábitats que se registran en los sitios con pastoreo por herbívoros de gran porte. Este patrón modular encontrado refleja la variabilidad de los rasgos entre los árboles de algarrobo y cómo estos rasgos se relacionan con los requerimientos de hábitat por parte de los animales frugívoros (Tabeni y Ojeda 2003). Por lo tanto, los patrones de interacción de los árboles de *Prosopis* parecen estar explicados por la estructura del hábitat y por las diferencias de preferencia de microhábitat de las especies de mamíferos, con una influencia del pastoreo que determina la heterogeneidad de la cobertura vegetal (Okin *et al.* 2015) influenciando así las preferencias específicas.

## 5.4 Implicancias finales

Considerando el ensamble de frugívoros de *P. flexuosa*, la dispersión de sus semillas podría ocurrir principalmente mediante eventos de dispersión local (conducidos principalmente por *M. australis*; Campos *et al.* 2017) con una probabilidad menor de eventos de dispersión a distancias más largas, llevados a cabo por mamíferos de tamaño mediano (por ejemplo *L. griseus* y *D. patagonum*) y grande (herbívoros domésticos). Los eventos de dispersión a distancias cortas se relacionan con el mantenimiento de las poblaciones de plantas en un sitio, mientras que la dispersión a distancias más alejadas de la planta madre está vinculada con la expansión de las poblaciones y la colonización de nuevos sitios (Howe 2016). Por otro lado, el movimiento de las semillas a distancias cortas puede afectar la estructura genética de las poblaciones, conduciendo a parches de plantas genéticamente más relacionadas entre sí (emparentadas) que a otras plantas de la población (Bessega *et al.* 2017).

La intensidad moderada de pastoreo (Guevara *et al.* 2009) estudiada en esta Tesis no parece influir en forma negativa a la primera Etapa de Interacción de la dispersión de semillas de *P. flexuosa*, debido a que el ensamble de frugívoros no se ve modificado y las interacciones con animales dispersores son más frecuentes en los campos con ganadería. No obstante, trabajos previos mostraron que la supervivencia de las plántulas de *Prosopis* disminuye en sitios con ganadería debido principalmente a la acción de pisoteo de los animales domésticos (Campos *et al.* 2008; Aschero *et al.* 2016). Entonces, el efecto de la ganadería sobre la Etapa de Interacción de la dispersión de semillas de algarrobo ocurriría por un mecanismo indirecto, es decir, por modificación de la estructura vegetal debido al pastoreo y por lo tanto del hábitat requerido por los animales removedores de frutos. Estas modificaciones en la estructura del hábitat moldean las interacciones entre los árboles y los animales de acuerdo a sus preferencias específicas de microhábitat. Sin embargo, se requieren más estudios para completar el ciclo de dispersión (Wang y Smith 2002) evaluando las etapas posteriores a la de visita y remoción de frutos (Etapa de Interacción) evaluada en esta tesis, es decir, la deposición y establecimiento de nuevos individuos (Etapa de Post- Interacción; Schupp *et al.* 2017). Considerando además cómo los cambios en la disponibilidad de frutos y en la abundancia de las poblaciones de animales frugívoros del algarrobo, entre otras variables, afectan la interacción entre los árboles y las especies de animales. De esta manera



poder determinar el estado de este proceso clave en la regeneración y expansión de las poblaciones de plantas.

En definitiva, la conservación de las especies nativas y de las funciones ecológicas en las que intervienen deben ser objetivos primordiales en la delimitación de las áreas protegidas, por lo tanto, la vinculación de estas áreas con el entorno generalmente bajo manejo antrópico debe conducir a prácticas de manejo orientadas a disminuir el aislamiento ecológico de las mismas (Ervin *et al.* 2010). Los estudios comparativos entre sitios bajo diferente manejo de la tierra y de sus zonas de transición con un enfoque funcional pueden constituir una herramienta para lograr una gestión más adecuada de los recursos naturales a escala de paisaje y para evaluar los procesos ecológicos en el contexto mundial de intensificación de disturbios antrópicos.

## 5.5 Futuros lineamientos

Los temas abordados en esta Tesis doctoral abren nuevos interrogantes, algunos de ellos son:

- ¿Cuál es el efecto de los depredadores de semillas en el reclutamiento de plántulas de *Prosopis*? Los resultados de esta Tesis muestran a especies depredadoras de semillas de algarrobo como importantes visitantes y removedores de frutos de *Prosopis*, por lo tanto, sería interesante estimar a campo el efecto de estas especies sobre la pérdida de semillas y sobre el reclutamiento de plántulas de algarrobo.
- ¿Cuál es el aporte que cada especie de frugívoro realiza al éxito reproductivo (*fitness*) de *Prosopis*? A partir de los resultados obtenidos en esta Tesis se puede determinar que las especies dispersoras de semillas que interactúan con mayor intensidad con los árboles de *P. flexuosa* son *M. australis* y *L. griseus*. Para comprender la eficiencia y la efectividad de cada especie en la dispersión del algarrobo sería necesario evaluar los sitios donde estas especies depositan las semillas, contabilizar el número de plántulas que se originan por acción de estos frugívoros, y, mediante un monitoreo a largo plazo, evaluar la supervivencia de estas plántulas.

- ¿Cuál es el papel funcional de las especies registradas por primera vez removiendo frutos de algarrobo (*C. mendocinus*, *T. rufescens*, *C. chinga* y *C. vellerosus*) en la dispersión de sus semillas?
- ¿Varía la intensidad de la interacción de frugivoría en un gradiente de pastoreo? Las evaluaciones realizadas durante el desarrollo de la Tesis consistieron en estimar y comparar variables de interacción en sitios con dos tipos de manejo contrastantes, un área protegida y sitios con ganadería. Por lo tanto, conducir un diseño de muestreo en el que se incluyan diferentes intensidades de pastoreo y sus efectos en la dispersión de semillas contribuiría a evaluar este proceso ecológico en un contexto más amplio de usos de la tierra.
- ¿Qué tipo de dispersión de semillas presentan otras especies de árboles y arbustos que conforman las comunidades vegetales en el Monte? Esta Tesis estuvo enfocada en una sola especie de planta leñosa, por lo tanto, sería muy interesante evaluar otros sistemas de dispersión de semillas como por ejemplo en *Geoffroea decorticans* (“chañar”), especie que pertenece a la misma familia que *P. flexuosa* (Fabaceae) pero que produce frutos diferentes a los del algarrobo. Esta última pregunta permitiría evaluar redes de dispersión a escala de comunidad a diferencia de las redes a escala individual que fueron abordadas en el Capítulo IV de la Tesis, y dilucidar si los patrones topológicos encontrados para las redes individuales también se observan o mantienen a nivel de especies.

## Bibliografía general

- Abraham E. M., y Prieto M. R. (1999). Vitivinicultura y desertificación en Mendoza. En: García Martínez B. y González Jácome A. (eds.), Estudios sobre Historia del Ambiente en América, pp. 109- 135. México: Colegio de México, Instituto Panamericano de Geografía e Historia.
- Abramsky Z. (1983). Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia*, 57: 328- 332.
- Agrawal A. A., Ackerly D. D., Adler F., Arnold A. E., Cáceres C., Doak D. F., ... Werner ' E. (2007). Filling Key Gaps in Population and Community Ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 145- 152.
- Akaike H. (1981). Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics*, 16: 3- 14.
- Albanese S., Dacar M. A., y Ojeda, R. A. (2011). Unvarying diet of a Neotropical desert marsupial inhabiting a variable environment: the case of *Thylamys pallidior*. *Acta Theriologica*, 57: 185- 188.
- Aliyu B., Adamu H., Moltchanova E., Forget P. M., y Chapman H. (2014). The Interplay of Habitat and Seed Type on Scatterhoarding Behavior in a Fragmented Afromontane. *Forest Landscape. Biotropica*, 46: 264- 267.
- Almeida-Neto M., Guimarães P. R. J., Loyola R. D., y Ulrich W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117: 1227-1239.
- Álvarez J. A., Villagra P. E., Cony M. A., Cesca E. M., y Boninsegna J. A. (2006). Estructura y estado de conservación de los bosques de *Prosopis flexuosa* D.C. (Fabaceae, subfamilia: Mimosoideae) en el noreste de Mendoza (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 75- 87.
- Álvarez J. A., y Villagra P. E. (2009). *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana*, 35: 47–61.
- Álvarez J. A., Villagra P. E., Villalba R., Cony M. y Alberto M. (2011). Wood productivity of *Prosopis flexuosa* DC. woodlands in the central Monte: influence of population structure and tree-growth habit. *Journal of Arid Environments*, 75: 7- 13.
- Ammar H., López S., González J. S., y Ranilla M. J. (2004). Chemical composition and in vitro digestibility of some Spanish browse plant species. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 84: 197- 204.
- Andam K. S., Ferraro P. J., Pfaff A., Sanchez- Azofeifa G. A., y Robalino J. A. (2008). Measuring the effectiveness of protected area networks in reducing deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 16089- 16094.
- Armesto J. J., Bautista S., Del Val E., Ferguson B., García X., Gaxiola A., ... y Núñez-Ávila M. (2007). Towards an ecological restoration network: Reversing land degradation in Latin America. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 1- 4.

- Aronson J., Floret C., Le Flo'h E., Ovalle C., y Pontanier R. (1993). Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology*, 1: 8-17.
- Aschero V., y Vázquez D. P. (2009). Habitat protection, cattle grazing and density-dependent reproduction in a desert tree. *Austral Ecology*, 34: 901- 907.
- Aschero V., y García D. (2012). The fencing paradigm in woodland conservation: Consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Applied Vegetation Science*, 15: 307- 317.
- Aschero V., Morris W. F., Vázquez D. P., Alvarez J. A. y Villagra P. E. (2016). Demography and population growth rate of the tree *Prosopis flexuosa* with contrasting grazing regimes in the Central Monte Desert. *Forest Ecology and Management*, 369: 184- 190.
- Asner G. P., Elmore A. J., Olander L. P., Martin R. E., y Harris A. T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29: 261- 299.
- Asquith N. M., Wright S. J., y Clauss M. J. (1997). Does Mammal Community Composition Control Recruitment in Neotropical Forests? Evidence From Panama. *Ecology*, 78: 941- 946.
- Baraibar B., Westerman P. R., Carrión E., y Recasens J. (2009). Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators. *Journal of Applied Ecology*, 46: 380- 387.
- Bascompte J., Jordano P., y Olesen J. M. (2006). Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312: 431- 433.
- Bascompte J., y Jordano P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 567- 593.
- Bascompte J., y Jordano P. (2014). *Mutualistic networks*. Princeton University Press.
- Bauer D. F. (1972). Constructing confidence sets using rank statistics. *Journal of the American Statistical Association*, 67: 687- 690.
- Beck M. J., y Vander Wall S. B. (2010). Seed dispersal by scatter-hoarding rodents in arid environments. *Journal of Ecology*, 98: 1300- 1309.
- Beckett S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*, 3: 1- 18.
- Beckman N. G., y Muller-Landau H. C. (2007). Differential effects of hunting on pre dispersal seed predation and primary and secondary seed removal of two neotropical tree species. *Biotropica*, 39: 328- 339.
- Bello C., Galetti M., Pizo M. A., Magnago L. F. S., Rocha M. F., Lima R. A. F., ... Jordano P. (2015). Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances*, 1: 1- 10.

- Bessegga C., Pometti C., Campos C., Saidman B. O., y Vilardi J. C. (2017). Implications of mating system and pollen dispersal indices for management and conservation of the semi-arid species *Prosopis flexuosa* (Leguminosae). *Forest Ecology and Management*, 400: 218- 227.
- Blair W. F. (1941). Techniques for the study of mammal populations. *Journal of Mammalogy*, 22: 148- 157.
- Blendinger P. G., y Villegas M. (2011). Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology*, 212: 889- 899.
- Bolker B.M., Brooks M., Clark C., Geange S., Poulsen J. y Stevens M. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 127- 135.
- Bolnick D. I., Amarasekare P., Araújo M. S., Reinhard Bürger Levine J. M., Novak M., ... Vasseur D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26: 183- 192.
- Booth G. D., Niccolucci M. J., y Schuster E. G. (1994). Identifying proxy sets in multiple linear regression: an aid to better coefficient interpretation. Ogden, UT. U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Borcard D., Gillet F., y Legendre P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer.
- Bosch J., Martín González A. M., Rodrigo A., y Navarro D. (2009). Plant-pollinator networks: Adding the pollinator's perspective. *Ecology Letters*, 12: 409- 419.
- Braun J. K., y Ojeda R. A. (2000). A new species of grass mouse, genus *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), from Mendoza Province, Argentina. *International Journal of Mammalian Biology*, 65: 216- 225.
- Brodin A. (2010). The history of scatter hoarding studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365: 869- 881.
- Bronstein J. L. (2015). *Mutualism*. Oxford University Press.
- Brown J. R., y Archer S. (1989). Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia*, 80: 19- 26.
- Burkart A. (1976) A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae Subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum*, 57: 219–249.
- Burnham K. P. y Anderson D. R. (2003). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.
- Bustamante R. O., Simonetti J. A., y Mella J. E. (1992). Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologica*, 13: 203- 208.

- Butts C. T., y Carley K. M. (2005). Some simple algorithms for structural comparison. *Computational and Mathematical Organization Theory*, 11: 291- 305.
- Butts C. T. (2016). sna: Tools for Social Network Analysis. R package version 2.4. <https://CRAN.R-project.org/package=sna>.
- Cabrera A. L. (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14: 1- 42.
- Cabrera A. L. (1976). Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: W.F. Kugler (ed.). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Tomo 2 Fascículo 1: 85. Buenos Aires.
- Cadenasso M. L., y Pickett S. T. A. (2000). Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88: 31- 44.
- Cadenasso M. L., y Pickett S. T. A. (2001). Effect of Edge Structure on the Flux of Species into Forest Interiors. *Conservation Biology*, 15: 91- 97.
- Cadenasso M. L., Pickett S. T. A., Weathers K. C., y Jones C. G. (2003). A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience*, 53: 750- 758.
- Campos C. M., y Ojeda R. A. (1997). Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 35: 707- 714.
- Campos C. M., Tognelli M. F. y Ojeda R. A. (2001). *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species*, 632: 1- 5.
- Campos C. M., Giannoni S. M., Taraborelli P. y Borghi C. (2007). Removal of mesquite seeds by small rodents in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 69: 228- 236.
- Campos C. M., Peco B., Campos V. E., Malo J. E., Giannoni S. M. y Suárez F. (2008). Endozoochory by native and exotic herbivores in dry areas: consequences for germination and survival of *Prosopis* seeds. *Seed Science Research*, 18: 91- 100.
- Campos C. M., Campos V. E., Mongeaud A., Borghi C. E., de los Ríos C. y Giannoni S. M. (2011). Relationships between *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) and cattle in the Monte desert: seeds, seedlings and saplings on cattle-use site classes. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84: 289- 299.
- Campos C. M., Borghi C. E., Campos V. E., Cappa F., Fernández V., Beninato V., Giannoni S. M. (2014). La conservación de los bosques nativos y su biodiversidad asociada: el caso del Parque Provincial Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista Forestal Baracoa*, 33: 431- 440.
- Campos C. M., y Velez S. (2015). Almacenadores y frugívoros oportunistas: el papel de los mamíferos en la dispersión del algarrobo (*Prosopis flexuosa* DC) en el desierto del Monte, Argentina. *Revista Ecosistemas*, 24: 28- 34.

- Campos C. M., Campos V. E., Miguel F. y Cona M. I. (2016). Management of protected areas and its effect on an ecosystem function: removal of *Prosopis flexuosa* seeds by mammals in Argentinian drylands. PLoS ONE 11, e0162551.
- Campos C. M., Campos V. E., Giannoni S. M., Rodríguez D., Albanese S. y Cona M. I. (2017). Role of small rodents in the seed dispersal process: *Microcavia australis* consuming *Prosopis flexuosa* fruits. Austral Ecology, 42: 113- 119.
- Cantor M., Pires M. M., Longo G. O., Guimarães P. R., y Setz, E. Z. F. (2013). Individual variation in resource use by opossums leading to nested fruit consumption. Oikos, 122: 1085- 1093.
- Carlo T. A. (2005). Interspecific Neighbors Change Seed Dispersal Pattern of an Avian-Dispersed Plant. Ecology, 86: 2440- 2449.
- Carlo T. A., Aukema J. E., y Morales J. M. (2007). Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks : integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. En Seed dispersal: Theory and its application in a changing world (pp. 369- 390).
- Carlo T. A., y Yang S. (2011). Network models of frugivory and seed dispersal: Challenges and opportunities. Acta Oecologica, 37: 619- 624.
- Cazetta E., Schaefer H. M., y Galetti M. (2008). Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition? Oecologia, 155: 277- 286.
- Chamberlain S. A., Bronstein J. L., y Rudgers, J. A. (2014). How context dependent are species interactions? Ecology Letters, 17: 881- 890.
- Chape S., Harrison J., Spalding M., y Lysenko I. (2005). Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 360: 443- 455.
- Cipollini M. L., y Levey D. J. (1997). Secondary Metabolites of Fleshy Vertebrate Dispersed Fruits: Adaptive Hypotheses and Implications for Seed Dispersal. The American Naturalist, 150: 346- 372.
- Connel I. J. H. (1971). On the roles of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: den Boer, P. J. y Gradwell, G. R. (eds.), Dynamics of Populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations, pp. 298- 312. Netherlands: Centre for Agricultural Publication and Documentation Wageningen.
- Cooney S. A., Schauber E. M., y Hellgren E. C. (2015). Comparing permeability of matrix cover types for the marsh rice rat (*Oryzomys palustris*). Landscape Ecology, 30: 1307- 1320.
- Corbalán V., y Ojeda R. A. (2004). Spatial and temporal organization of small mammal communities in the Monte desert, Argentina. Mammalia, 68: 5- 14.

- Corbalán V. (2006). Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 65: 102- 110.
- Cordeiro N. J., y Howe H. F. (2003). Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 14052- 14056.
- Corlett R. T. (2016). Restoration, reintroduction, and rewilding in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, 31:453- 462.
- Correa Cortes M., y Uriarte M. (2012). Integrating frugivory and animal movement: a review of the evidence and implications for scaling seed dispersal. *Biological Reviews*, 88: 255- 272.
- Csárdi G., y Nepusz T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems*, 1695: 1- 9.
- Dalmaso A. D., y Anconetani J. (1993). Productividad de frutos de *Prosopis flexuosa* (Leguminosae), algarrobo dulce, en Bermejo, San Juan. *Multequina*, 2: 173- 181.
- De Bondi N., White J., Stevens M., y Cooke R. (2010). A comparison of the effectiveness of camera trapping and live trapping for sampling terrestrial small-mammal communities. *Wildlife Research*, 37: 456- 465.
- DeFries R., Hansen A., Turner B. L., Reid R., y Liu J. (2007). Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. *Ecological Applications*, 17: 1031- 1038.
- DeFries R., Karanth K. K., y Pareeth S. (2010). Interactions between protected areas and their surroundings in human-dominated tropical landscapes. *Biological Conservation*, 143: 2870- 2880.
- Dirzo R., Mendoza E., y Ortíz P. (2007). Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropical*, 39: 355- 362.
- Dirzo R., Young H. S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N. J. B., y Collen B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345: 401- 406.
- Donatti C. I., Guimarães P. R., Galetti M., Pizo M. A., Marquitti F. M. D., y Dirzo R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: Modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 14: 773- 781.
- Dormann C. F., Frund J., Bluthgen N., y Gruber B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7- 24.
- Driscoll D. A., Banks S. C., Barton P. S., Lindenmayer D. B., y Smith A. L. (2013). Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 28: 605- 613.



- Dupont Y. L., Padrón B., Olesen J. M., y Petanidou T. (2009). Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos*, 118: 1261- 1269.
- Dupont Y. L., Trøjelsgaard K., y Olesen J. M. (2010). Scaling down from species to individuals: A flower-visitation network between individual honeybees and thistle plants. *Oikos*, 120: 170- 177.
- Dupont Y. L., Trøjelsgaard K., Hagen M., Henriksen M. V., Olesen J. M., Pedersen N. M. E., y Kissling W. D. (2014). Spatial structure of an individual-based plant-pollinator network. *Oikos*, 123: 1301- 1310.
- Durant S. M., Becker M. S., Creel S., Bashir S., Dickman A. J., Beudels-Jamar R. C., ... Pettorelli N. (2015). Developing fencing policies for dryland ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 52: 544-551.
- Eckert C. G., Kalisz S., Geber M. A., Sargent R., Elle E., Cheptou P. O., ... y Porcher E. (2009). Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, 25: 35- 43.
- Ervin J., Mulongoy K. J., Lawrence K., Game E., Sheppard D., Bridgewater P., Bennett G., Gidda S. B., y Bos P. (2010). Making Protected Areas Relevant: A guide to integrating protected areas into wider landscapes, seascapes and sectoral plans and strategies. CBD Technical Series No. 44. Montreal, Canada: Convention on Biological Diversity, 94pp.
- Estrella H., Boshoven J. y Tognelli M. (2001). Características del clima regional y de la Reserva de Ñacuñán. En: Claver S. y Roig-Juñent S. (eds.), *El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán*, Mendoza, Argentina, pp. 25- 33. Córdoba, Argentina, Editorial Triunfar.
- Fahrig L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, 21: 1003-1015.
- Farwig N., Böhning-Gaese K., y Bleher B. (2006). Enhanced seed dispersal of *Prunus africana* in fragmented and disturbed forests? *Oecologia*, 147: 238- 252.
- Farwig N., y Berens D. G. (2012). Imagine a world without seed dispersers: A review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, 13: 109- 115.
- Farwig N., Schabo D. G., y Albrecht J. (2017). Trait-associated loss of frugivores in fragmented forest does not affect seed removal rates. *Journal of Ecology*, 105: 20- 28.
- Feer F., y Forget P. M. (2002). Spatio-temporal variations in post-dispersal seed fate. *Biotropica*, 34: 555- 566.
- Ferreira L. I. (2000). Estudio de la variabilidad y la diferenciación genética por medio de técnicas de Isoenzimas y RAPD en poblaciones naturales de especies e híbridos del Género *Prosopis* (Leguminosae). Tesis Doctoral Universidad de Buenos Aires.
- Fischer J., y Lindenmayer D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265- 280.

- Fitzgibbon S., Putland D., y Goldizen A. W. (2007). The importance of functional connectivity in the conservation of a ground-dwelling mammal in an urban Australian landscape. *Landscape Ecology* 22: 1513- 1525.
- Flowerdew J. R., y Ellwood S. A. (2001). Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry*, 74: 277- 287.
- Forget P.-M., Ranking-De Merona J. M. y Julliot C. (2001). The effects of forest type, harvesting and stand refinement on early seedling recruitment in a tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 593- 609.
- Forget P. M., y Vander Wall S. B. (2001). Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 65- 67.
- Forget P.-M., Hammond D., Milleron T. y Thomas R. (2002). Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in Neotropical forests: consequences for seed dispersal and seedling recruitment. En: Levey D. J., Silva W. R. y Galetti M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, pp. 241- 253. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Forget P.- M., y Wenny D. (2005). How to elucidate seed fate? A review of methods used to study seed removal and secondary seed dispersal. *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CAB International, Wallingford, pp 379- 394.
- Forget P.-M., y Jansen P. A. (2007). Hunting increases dispersal limitation in the tree *Carapa procera*, a non-timber forest product. *Conservation Biology*, 21: 106- 113.
- Forget P.-M., y Cuijpers L. (2008). Survival and scatterhoarding of frugivores- dispersed seeds as a function of forest disturbance. *Biotropica*, 40: 380- 385.
- Fortuna M. A., Stouffer D. B., Olesen J. M., Jordano P., Mouillot D., Krasnov B. R., ... Bascompte J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79: 811- 817.
- Foster C. N., Barton P. S, Lindenmayer D. B. y Toit J. (2014). Effects of large native herbivores on other animals. *Journal of Applied Ecology*, 51: 929- 938.
- Fracchia S., Krapovickas L., Aranda-Rickert A., y Valentinuzzi V. S. (2011). Dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes by *Ctenomys cf. knighti* (Rodentia) in the northern Monte Desert of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 75: 1016- 1023.
- Galetti M., Donatti C. I., Pires A. S., Guimaraes P. R., y Jordano P. (2006). Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 141- 149.

- Galetti M., Pizo M. A., y Morellato L. P. C. (2011). Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest Diversity of functional traits of fleshy fruits in. *Biota Neotropica*, 11: 181-194.
- Galetti M., y Dirzo R. (2013). Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation*, 163: 1- 6.
- Galetti M., Guevara R., Neves C. L., Rodarte R., Bovendorp R. S., Moreira M., Hopkins III J., y Yeakel J. D. (2015a). The cascading effects of defaunation on the population abundances and diets of rodents in Neotropical rainforests. *Biological Conservation*, 190: 2- 7.
- Galetti M., Bovendorp R. S., y Guevara R. (2015b). Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Global Ecology and Conservation*, 3: 824- 830.
- Galetti M., Brocardo C. R., Begotti R. A., Hortenci L., Rocha-Mendes F., Bernardo C. S. S., ... Siqueira T. (2016). Defaunation and biomass collapse of mammals in the largest Atlantic forest remnant. *Animal Conservation*, 20: 270- 281.
- García D., Zamora R., Gómez J. M., y Hódar J. A. (2001). Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. *Journal of Ecology*, 89: 639- 647.
- García C., Jordano P., y Godoy J. A. (2007). Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Molecular Ecology*, 16: 1947- 1955.
- Gardner J. L. (1950). Effects of thirty years of protection from grazing in desert grassland. *Ecology*, 31: 44-50.
- Giannoni S. M., Dacar M., Taraborelli P. y Borghi C. E. (2001). Seed hoarding by rodents of the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology*, 26: 259- 263.
- Giannoni S. M., Campos V. E., Andino N., Ramos-Castilla M., Orofino A., Borghi C. E., de los Ríos C. y Campos C. M. (2013). Hoarding patterns of sigmodontine rodent species in the Central Monte Desert (Argentina). *Austral Ecology*, 38: 485- 492.
- Gilarranz L. J., Rayfield B., Liñán-Cembrano G., Bascompte J., y Gonzalez A. (2017). Effects of network modularity on the spread of perturbation impact in experimental metapopulations. *Science*, 357: 199-201.
- Gómez D., Steinmann A., Chiappero M., y Priotto J. (2011). Movement distances of two species of sympatric rodents in linear habitats of Central Argentine agro-ecosystems. *Mammalian Biology*, 76: 58- 63.
- Gómez J. M. y Perfectti F. (2012). Fitness consequences of centrality in mutualistic individual-based networks. *Proceedings of the Royal Society*, 279: 1754- 1760.
- González I., y Déjean S. (2012). CCA: Canonical correlation analysis. R package version 1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=CCA>.

- González- Varo J. P., Carvalho C. S., Arroyo J. M., y Jordano P. (2017). Unravelling seed dispersal through fragmented landscapes: Frugivore species operate unevenly as mobile links. *Molecular Ecology*, 1- 13.
- Grünwald C., Breitbach N. y Böhning-Gaese K. (2010). Tree visitation and seed dispersal of wild cherries by terrestrial mammals along a human land-use gradient. *Basic and Applied Ecology*, 11: 532- 541.
- Guariguata M. R., Rosales Adame J. J., y Finegan B. (2000). Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology*, 14: 1046- 1054.
- Guariguata M. R., Arias-Le Claire H., y Jones G. (2002) Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 34: 405- 415.
- Guevara J. C., Bertiller M. B., Estevez O. R., Grünwaldt E. G., y Allegretti L. I. (2006). Pastizales y producción animal en las zonas áridas de Argentina. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 17: 242- 256.
- Guevara J. C., Grünwaldt E. G., Estevez O. R., Bisigato A. J., Blanco L. J., Biurrun F. N., Ferrando C. A., Chirino C. C., Morici E., Fernández B., Allegretti L. I. y Passera C. B. (2009). Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 73: 228- 237.
- Guimarães P. R., Galetti M., y Jordano P. (2008). Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PloS ONE*, 3: 1- 13.
- Handcock M. S., Hunter D. R., Butts C. T., y Morris M. (2008). Analysis and Simulation of Network Data. *Journal of Statistical Software*, 24: 1- 9.
- Handcock M., Hunter D. R., Butts C. T., Goodreau S. M., Krivitsky P. N., Morris M., Wang Li., Li K., y Bender- deMoll S. (2017). *ergm*: Fit, simulate and diagnose exponential-family models for networks. The Statnet Project (<URL: <http://www.statnet.org>>). R package version 3.7.1, <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=ergm>>.
- Hansen A. J., y Defries R. (2007). Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological Applications*, 17: 974- 988.
- Harper J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York/London.
- Helgen K., y Schiaffini M. (2016). *Galictis cuja*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41639A45211832.
- Herrera C. M., y Jordano P. (1981). *Prunus mahaleb* and Birds: The High Efficiency Seed Dispersal System of a Temperate Fruiting Tree. *Ecological monographs*, 51: 203- 218.
- Herrera C. M. (1982). Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *The American Naturalist*, 120: 218- 241.
- Herrera C. M. (1987). Vertebrate dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological monographs*, 57: 305- 331.

- Herrera C. M. (1989). Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos*, 55: 250- 262.
- Herrera C. M. (1998). Long term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12- year study. *Ecological monographs*, 68: 511- 538.
- Herrera C. M., y Pellmyr O. (2002). Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera C., y Pellmyr O. (eds.), *Plant-Animal interactions*. Blackwell Science.
- Hobbs R. J., y Cramer V. A. (2008). Restoration ecology: interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change. *Annual Review of Environment and Resources*, 33: 39- 61.
- Hodara K., y Busch M. (2006). Return to preferred habitats (edges) as a function of distance in *Akodon azarae* (Rodentia, Muridae) in cropfield-edge systems of central Argentina. *Journal of Ethology*, 24: 141- 145.
- Hollander J. L., y Vander Wall S. B. (2009). Dispersal syndromes in North American *Ephedra*. *International Journal of Plant Sciences*, 170: 323- 330.
- Howe H. F., y Smallwood J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 13: 201- 228.
- Howe H. F. (1986). Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En *Seed dispersal*, (Murray D. R., ed.). Academy Press, Sydney, Australia. pp 123- 189.
- Howe H. F., y Mariti M. N. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience*, 54: 651- 660.
- Howe H. F. (2016). Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation and restoration. *Global Ecology Conservation*, 6: 152- 178.
- Hulme P. E. (1998). Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 111: 91- 98.
- Hunter D. R., Handcock M. S., Butts C. T., Goodreau S. M., y Morris M. (2008). ergm: A package to fit, simulate and diagnose exponential-family models for networks. *Journal of Statistical Software*, 24: 1- 29.
- Iob G., y Vieira E. M. (2008) Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and 'large' mammals. *Plant Ecology*, 198: 185- 196.
- Jacob H. S., Minkey D. M., Gallagher R. S., y Borger C. P. (2006). Variation in postdispersal weed seed predation in a crop field. *Weed Science*, 54: 148- 155.

- Janzen D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104, 501- 528.
- Janzen D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 2: 465- 492.
- Janzen D. H. (1974). The deflowering of Central America. *Natural History*, 83: 48- 53.
- Janzen D. H. (1983). Insects. En Janzen D.H. (ed), *Costa Rican Natural History*, pp. 619- 645. Chicago: University of Chicago Press.
- Jiménez, J. E., Lucherini, M. and Novaro, A. J. (2008). *Pseudalopex griseus*, in The IUCN Red List of Threatened Species 2008. Available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T6927A12815779.en>.
- Jones, A. (2000). Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems: a quantitative review. *Western North American Naturalist*, 60: 155- 164.
- Jordano P. (1987). Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *The American Naturalist*, 129: 657- 677.
- Jordano P. (1995). Angiosperm Fleshy Fruits and Seed Dispersers: A Comparative Analysis of Adaptation and Constraints in Plant-Animal Interactions. *The American Naturalist*, 145: 163- 191.
- Jordano P. (2000). Fruits and frugivory. En: Fenner M. (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edition, pp. 125- 166. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Jordano P., y Schupp E. W. (2000). Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, 70: 591- 615.
- Jordano P., Bascompte J., y Olesen J. M. (2003). Invariant Properties in Coevolutionary Networks of Plant-Animal Interactions. *Ecology letters*, 6: 69- 81.
- Jordano, P., García C., Godoy J. A., y García- Castaño J. L. (2006). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 3278-3282.
- Jordano P. (2007). Frugivores, seeds and genes: analyzing the key elements of seed shadows. En: Dennis A. J., Green R., Schupp E. W., y Westcott D. A. (eds.), *Frugivory and Seed Dispersal: Theory and Applications in a Changing World*, pp. 229- 251. CAB International, Wallingford.
- Jordano P., García C., Godoy J. A., y García-Castaño J. L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 3278-3282.
- Jordano P., Forget P.-M., Lambert J. E., Böhning-Gaese K., Traveset A. y Wright S. J. (2011). Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biological Letters*, 7: 321- 323.

- Jorge M. L. S. P., Galetti M., y Ribeiro Ferraz M. C. (2013). Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 163: 49- 57.
- Kelly D., y Sork V. (2002). Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 427- 447.
- Kelt D.A., Meserve P.L. y Gutiérrez J.R. (2004). Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography*, 31: 931- 942.
- Kiers T. E., Palmer T. M., Ives A. R., Bruno J. F., y Bronstein J. L. (2010). Mutualisms in a changing world: An evolutionary perspective. *Ecology Letters*, 13: 1459- 1474.
- Kingsolver J. M., Johnson C. D., Swier S. R. y Teran A. (1977). *Prosopis* fruits as a resource for invertebrates. En: Simpson B. B. (ed), *Mesquite: Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems*, pp. 108- 122. Pennsylvania: Dowden, Hutchinson and Ross.
- Kolaczyk E. D., y Csárdi G. (2014). *Statistical Analysis of Network Data with R*. Springer.
- Kolaczyk E. D., y Csárdi G. (2017). sand: Statistical Analysis of Network Data with R. R package version 1.0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=sand>.
- Kollmann J., y Buschor M. (2002). Edge effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology*, 164: 249- 261.
- Ladio A. H., y Lozada M. (2009). Human ecology ethnobotany and traditional practices in a rural population of the Monte region, Argentina: resilience and ecological knowledge. *Journal of Arid Environments*, 73: 222- 227.
- Levin S. A. (1998). Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, 1: 431- 436.
- Lidicker W. Z., y Peterson J. A. (1999). Responses of small mammals to habitat edges. En: Barrett G. W., y Peles J. D. (eds.), *Landscape ecology of small mammals*, pp. 211- 227. Springer-Verlag, New York.
- Link W. A., y Barker R. J. (2006). Model Weights and the Foundations of Multimodel Inference. *Ecology*, 87: 2626- 2635.
- Linzey A., y Washok K. A. (2000). Seed removal by ants, birds and rodents in a woodland savanna habitat in Zimbabwe. *African Zoology*, 35: 295- 299.
- Llano C., Ugan A., Guerci A., y Otaola C. (2012). Arqueología experimental y valoración nutricional del fruto de algarrobo (*Prosopis flexuosa*): inferencias sobre la presencia de macrorrestos en sitios arqueológicos. *Intersecciones en antropología*, 13: 513- 524.
- Loiselle B. A. (1990). Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia*, 82: 494- 500.

- Lomáscolo S. B., y Schaeffer H. M. (2010). Signal convergence in fruits: a result of selection by frugivores? *Journal of Evolutionary Biology*, 23:614- 624.
- Longland W. S., Jenkins S. H., Vander Wall S. B., Veech J. A. y Pyare S. (2001). Seedling recruitment in *Oryzopsis hymenoides*: are desert granivores mutualists or predators? *Ecology*, 82: 3131- 3148.
- López-Barrera F., Manson R. H., González-Espinosa M., y Newton A. C. (2007). Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology*, 22: 189-203.
- López- Bao J. V., y González-Varo J. P. (2011). Frugivory and spatial patterns of seed deposition by carnivorous mammals in anthropogenic landscapes: a multi-scale approach. *PLoS ONE*, 6, e14569.
- Lundberg J., y Moberg F. (2003). Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems*, 6: 87- 98.
- Magurran A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing.
- Maldonado D. E., Pacheco L. F., y Saavedra L. V. (2014). Legitimidad en la dispersión de semillas de algarrobo (*Prosopis flexuosa*, Fabaceae) por zorro andino (*Lycalopex culpaeus*, Canidae) en el Valle de La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 49: 93- 97.
- Markl J. S., Schleuning M., Forget P. M., Jordano P., Lambert J. E., Traveset A., ... Böhning-Gaese K. (2012). Meta-Analysis of the Effects of Human Disturbance on Seed Dispersal by Animals. *Conservation Biology*, 26: 1072- 1081.
- Marone L., López de Casenave J. y Cueto V. R. (2000). Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience*, 50: 123- 132.
- Masuelli R., y Balboa O. (1989). Self-incompatibility in *Prosopis flexuosa* D.C. *Incompatibility Newsletter*, Plant Cell, 21: 44- 8.
- Mayer A. L., Buma B., Davis A., Gagné S. A., Loudermilk E. L., Scheller R. M., Schmiegelow F. K. A., Wiersma Y. F., y Franklin J. (2016). How landscape ecology informs global land-change science and policy. *Bioscience*, 66: 458- 469.
- McCullagh P., y Nelder J. A. (1989). *Generalized Linear Models*. Monographs on Statistics and Applied Probability. London: Chapman and Hall.
- McCulloch C. E., y Searle S. R. (2001). *Generalized Linear and Mixed Models*. Hoboken, New Jersey: JohnWiley and Sons, Inc.
- McNaughton S. J. (1993). Grasses and Grazers, Science and Management. *Ecological Applications*, 3: 17- 20.
- Medina C. E., Díaz C. V., Delgado F. A., Ynga G. A., y Zela H. F. (2009). Dieta de *Conepatus chinga* (Carnívora: Mephitidae) en un bosque de *Polylepis* del departamento de Arequipa, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 16: 183- 186.



- Melián C. J., y Bascompte J. (2004). Food web cohesion. *Ecology* 85: 352- 358.
- Mendes C. P., Ribeiro M. C., y Galetti M. (2015). Patch size, shape and edge distance influence seed predation on a palm species in the Atlantic forest. *Ecography*, 38: 1- 11.
- Miguel F., Cona M. I., y Campos C. M. (2017). Seed removal by different functional mammal groups in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Seed Science Research*, 27: 174- 182.
- Miguel M. F., Tabeni S., Cona M. I., y Campos C. M. (2018). Secondary seed dispersal by mammals between protected and grazed semiarid woodlands. *Forest Ecology and Management*, doi: 10.1016/j.foreco.2018.03.056.
- Miguel M. F., Jordano P., Tabeni S., y Campos C. M. (2018). Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant-frugivore networks. *Oikos*, 127: 1045- 1059.
- Milesi F. A., y Lopez de Casenave J. (2004). Unexpected relationships and valuable mistakes: non-mymecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology*, 29: 558- 567.
- Mooney, H. A., Simpson B. B., y Solbrig O. T. (1977). Phenology, morphology, physiology. En: Simpson, B. B (ed.), *Mesquite: Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems*, pp 26- 45. Pennsylvania: Dowden, Hutchinson and Ross. Inc Stroudsburg.
- Morales J. M., Rivarola M. D., Amico G., y Carlo T. (2012). Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe - marsupial system in Patagonia. *Ecology*, 93: 741- 748.
- Morán- López T., Fernández M., Alonso C. L., Flores- Rentería, D., Valladares F., y Díaz M. (2015). Effects of forest fragmentation on the oak- rodent mutualism. *Oikos*, 124: 1482- 1491.
- Murray K. G., Russell S., Picone C. M., Winnett-Murray K., Sherwood W., y Kuhlmann M. L. (1994). Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology*, 75: 989- 994.
- Nathan R., y Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 278- 285.
- Nathan R., Perry G., Cronin J. T., Strand A. E., y Cain M. L. (2003). Methods for estimating long- distance dispersal. *Oikos*, 103: 261- 273.
- Nathan R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313: 786–788.
- Niedballa J., Sollmann R., Courtiol A., Wilting A. (2016). camtrapR: an R package for efficient camera trap data management. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1457- 1462.

- Nimon K., Henson R. K., y Gates M. S. (2010). Revisiting Interpretation of Canonical Correlation Analysis: A Tutorial and Demonstration of Canonical Commonality Analysis. *Multivariate Behavioral Research*, 45: 702- 724.
- Ochoa J. G. (2000). Efectos de la Extracción de Maderas sobre la Diversidad de Mamíferos Pequeños en Bosques de Tierras Bajas de la Guayana Venezolana. *Biotropica*, 32: 146- 164.
- O'Connell A. F., Nochlos J. D., y Karanth K. U. (2011). *Camera traps in animal ecology*. Springer.
- Ojeda R. A. (1989). Small mammal responses to fire in the Monte desert, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 70: 416- 420.
- Ojeda R. A., Campos C. M., Gonnet J. M., Borghi C. E., y Roig V. G. (1998). The MaB Reserve of Ñacuñán, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome. *Journal of Arid Environments*, 39: 299- 313.
- Ojeda R. A., y Tabeni S. (2009). The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environments*, 73: 173- 181.
- Okin G. S., De Las Heras M. M., Saco P. M., Throop H. L., Vivoni E. R., Parsons A. J., ... Peters D. P. C. (2015). Connectivity in dryland landscapes: Shifting concepts of spatial interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13: 20- 27.
- Olesen J. M., y Valido A. (2003). Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 177- 181.
- Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L., y Jordano P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 19891-19896.
- Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L., Elberling H., Rasmussen C., y Jordano, P. (2010). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society*, 278: 725- 732.
- Oliveira V. H. F., Barlow J., Gardner T., y Louzada J. (2017). Are we selecting appropriate metrics to assess human impacts on biodiversity? *Basic and Applied Ecology*, 21: 85- 93.
- Or K. y Ward D. (2003). Three-way interactions between Acacia, large mammalian herbivores, and bruchid beetles- a review. *African Journal of Ecology*, 41: 257- 265.
- Passera C. B., Dalmaso A. D., y Borsetto O. (1983). *Método de Point Quadrat Modificado*. Taller sobre arbustos forrajeros, Mendoza. FAO, IADIZA, Mendoza.
- Pebsworth P. A., y LaFleur M. (2014). Advancing Primate Research and Conservation Through the Use of Camera Traps: Introduction to the Special Issue. *International Journal of Primatology*, DOI 10.1007/s10764-014-9802-4.
- Perea R., Delibes M., Polko M., Suárez- Esteban A., y Fedriani J. M. (2013). Context-dependent fruit-frugivore interactions: partner identities and spatio- temporal variations. *Oikos*, 122: 943- 951.

- Pérez-Méndez N., Jordano P., y Valido A. (2015). Downsized mutualisms: Consequences of seed dispersers' body-size reduction for early plant recruitment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17: 151- 159.
- Peters D. P. C., Havstad K. M., Archer S. R., y Sala O. E. (2015). Beyond desertification: new paradigms for dryland landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13: 4- 12.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., y Team R. C. (2016). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-, <URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Pizo M. A. (2002). The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic forest. En *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti, ed.). CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK, pp129- 143.
- Potts S. G., Imperatriz-Fonseca V., Ngo H. T., Aizen M. A., Biesmeijer J. C., Breeze T. D., ... Vanbergen A. J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540: 220- 229.
- Powell R. A., y Proulx G. (2003). Trapping and marking terrestrial mammals for research: integrating ethics, performance criteria, techniques, and common sense. *Ilar Journal*, 44: 259- 276.
- Prasad S., Pittet A., y Sukumar R. (2010). Who really ate the fruit? A novel approach to camera trapping for quantifying frugivory by ruminants. *Ecological Research*, 25: 225- 231.
- R Development Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org/>
- R Development Core Team (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org/>
- Reid N. (1989). Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology*, 70: 137- 145.
- Reynolds J. F., Stafford Smith D. M., Lambin E. F., Turner B. L., Mortimore M., Batterbury S. P. J., Downing T. E., Dowlatabadi H., Fernández R. J., Herrick J. E., Huber-Sannwald E., Jiang H., Leemans R., Lynam T., Maestre F. T., Ayarza M. y Walker B. (2007). Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316: 847- 851.
- Rovero F., y Marshall A. R. (2009). Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 46: 1011- 1017.
- Rodríguez D. (2009). Modeling habitat use of the threatened and endemic mara (*Dolichotis patagonum*, Rodentia, Caviidae) in agricultural landscapes of Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 73: 444- 448.
- Rodríguez-Rodríguez M. C., Jordano P., y Valido A. (2017). Functional consequences of plant-animal interactions along the mutualism-antagonism gradient. *Ecology*, 98: 1266- 1276.

- Roig F.A. (1971). Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta*, 1: 25–232.
- Roig F. A., Roig-Juñent S. y Corbalán V. (2009). Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 73: 164- 172.
- Rojas J. F., Prieto M. del R., Álvarez J. A. y Cesca E. (2009). Procesos socioeconómicos y territoriales en el uso de los recursos forestales en Mendoza desde fines de siglo XIX hasta mediados del XX. *Proyección*, 7: 1- 33.
- Rossi B. E., y Villagra P. E. (2003). Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 14: 543- 550.
- Rost J., Pons P., y Bas J. M. (2012). Seed dispersal by carnivorous mammals into burnt forests: an opportunity for non-indigenous and cultivated plant species. *Basic and Applied Ecology*, 13: 623- 630.
- Rudnick D., Ryan S. J., Beier P., Cushman S. A., Dieffenbach F., Epps C., ... y Merenlender A. M. (2012). The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. *Issues in Ecology*. Report No. 16. Ecological Society of America. Washington, DC.
- Sala, O. E., III, F. S. C., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... Wall, D. H. (2000). Biodiversity: global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770- 1774.
- Sánchez-Cordero V. y Martínez-Gallardo R. (1998). Post dispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 139- 151.
- Sanon H. O., Kaboré-Zoungrana C., y Ledin I. (2008). Nutritive value and voluntary feed intake by goats of three browse fodder species in the Sahelian zone of West Africa. *Animal Feed Science and Technology*, 144: 97- 110.
- Santos G. C., Chaves L. S., y Albuquerque U. P. (2017). Ethnobiology and research on Global Environmental Change: what distinctive contribution can we make? *Ethnobiology and Conservation*, 6: 1- 8.
- Saul Z. M., y Filkov V. (2007). Exploring biological network structure using exponential random graph models. *Bioinformatics*, 23: 2604- 2611.
- Schaefer H. M., Schmidt V., y Winkler H. (2003). Testing the defence trade-off hypothesis: how contents of nutrients and secondary compounds affect fruit removal. *Oikos*, 102: 318- 328.
- Schleuning M., Frund J., Klein A. M., Abrahamczyk S., Alarcón R., Albrecht, M., ... Bluthgen N. (2012). Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current Biology*, 22: 1925- 1931.
- Schupp E. W. (1990). Annual Variation in Seedfall, Postdispersal Predation, and Recruitment of a Neotropical Tree. *Ecology*, 71: 504- 515.

- Schupp E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107: 15-29.
- Schupp E. W. (1995). Seed-Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment. *American Journal of Botany*, 82: 399- 409.
- Schupp E. W. (2007). The suitability of a site for seed dispersal is context dependent. En: Dennis A. J., Schupp E. W., Green R. J., y Westcott D. A. (eds.), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp 445- 462. Wallingford, UK: CAB International.
- Schupp E. W., Jordano P. y Gómez J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188: 333- 353.
- Schupp E. W., Jordano P. y Gómez J. M. (2017). A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology letters*, 20: 577- 590.
- Smith J. K., y Coulson G. (2012). A comparison of vertical and horizontal camera trap orientations for detection of potoroos and bandicoots. *Australian Mammalogy*, 34: 196- 201.
- Snijders T. A. B., van de Bunt G. G., y Steglich C. E. G. (2010). Introduction to stochastic actor-based models for network dynamics. *Social Networks*, 32: 44- 60.
- Solé R. (2007). Scaling laws in the drier. *Ecology*, 449: 151- 153.
- Sorensen A. E. (1983). Taste aversion and frugivore preference. *Oecologia*, 56: 117- 120.
- Spencer E. E., Crowther M. S., y Dickman C. R. (2014). Risky business: do native rodents use habitat and odor cues to manage predation risk in Australian deserts? *PloS One*, 9: e90566.
- Spiegel O., y Nathan R. (2007). Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology letters*, 10: 718- 728.
- Spiesman B. J., e Inouye B. D. (2013). Habitat loss alters the architecture of plant - pollinator interaction networks. *Ecology*, 94: 2688- 2696.
- Spirito F. (2015). La desertificación en el Monte central: pequeños mamíferos como indicadores ecológicos de cambio en la estructura y funcionalidad del paisaje. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.
- Spirito F., y Tabeni S. (2016). Impacts of socio-political boundaries on small desert mammals of west-central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 131: 6- 14.
- Spirito F., Rowland M., Nielson R., Wisdom M., y Tabeni S. (2017). Influence of grazing management on resource selection by a small mammal in a temperate desert of South America. *Journal of Mammalogy*, 98: 1768- 1779.

- Suárez-Esteban A., Delibes M., y Fedriani J. M. (2013). Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 50: 767- 774.
- Tabeni S., y Ojeda R. A. (2003). Assessing mammal responses to perturbations in emperate aridlands of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 55: 715- 726.
- Tabeni S., y Ojeda R. A. (2005). Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *Journal of Arid Environments*, 63: 244- 255.
- Tabeni S., Mastrantonio L. y Ojeda R. A. (2007). Linking small desert mammal distribution to habitat structure in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Acta Oecologica*, 31: 259-269.
- Tabeni S., Spirito F. y Ojeda R. A. (2013). Conservation of small and medium-sized mammals following native woodland regrowth: a case study in a long-term UNESCO Biosphere Reserve, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 88: 250- 253.
- Tabeni S., Miguel M. F., Cona M. I., y Campos C. M. (2017). Small mammal abundance and seed predation across boundaries in a restored-grazed woodland interface. *Restoration Ecology* doi: 10.1111/rec.12600.
- Taraborelli P., Borrueal N., y Mangeaud A. (2009). Ability of murid rodents to find buried seeds in the Monte Desert. *Ethology*, 115: 201- 209.
- Taylor P. D., Fahrig L., Henein K., y Merriam G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, 68: 571- 573.
- Thébault E., y Fontaine C. (2010). Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science*, 329: 853- 856.
- Thompson J. N. (1988). Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 19: 65- 87.
- Tischendorf L., y Fahrig L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90: 7-19.
- Tognelli M., Campos C. M., Ojeda R. A. y Roig V. (1995). Is *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae) associated with a particular plant structure in the Monte desert of Argentina? *Mammalia*, 59: 327-333.
- Tognelli M. F., Campos C. M., y Ojeda R. A. (2001). Mammalian species: *Microcavia australis*. *American Society of Mammalogists*, 648: 1- 4.
- Tur C., Olesen J. M., y Traveset A. (2014). Increasing modularity when downscaling networks from species to individuals. *Oikos*, 124: 581- 592.
- Traveset A., Verdú M., y Zamora R. (2014). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29: 299- 307.

- Tscharntke T., Tylianakis J. M., Rand T. A., Didham R. K., Fahrig L., Batáry P., ... Westphal C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87: 661- 685.
- Tylianakis J. M., Didham R. K., Bascompte J., y Wardle D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351- 1363.
- Tylianakis J. M., Laliberté E., Nielsen A., y Bascompte J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143: 2270- 2279.
- Valiente-Banuet A., Aizen M. A., Alcántara J. M., Arroyo J., Cocucci A., Galetti, M., García M. B., García D., Gómez J. M., Jordano P., Medel R., Navarro L., Obeso J. R., Oviedo R., Ramírez, N., Rey P. J.,
- Valverde J., Gómez J. M., y Perfectti F. (2016). The temporal dimension in individual-based plant pollination networks. *Oikos*, 125: 468- 479.
- Vanbergen A. J., Woodcock B. A., Heard M. S., y Chapman D. S. (2017). Network size, structure and mutualism dependence affect the propensity for plant- pollinator extinction cascades. *Functional Ecology*, 31: 1285- 1293.
- Van der Pijl L. (1969). Principles of dispersal in higher plants. Springer, Berlin.
- Van der Pijl L. (1982). Principles of dispersal. Berlin: Springer-Verlag.
- Vander Wall S. B. (1990). Food Hoarding in Animals. Chicago: University of Chicago Press.
- Vander Wall S. B. (2001). The evolutionary ecology of nut dispersal. *The Botanical Review*, 67: 74- 117.
- Vander Wall S. B. (2002). Masting in animal-dispersed pine facilitates seed dispersal. *Ecology*, 83: 3508- 3516.
- Vander Wall S. B. y Beck M. J. (2012). A comparison of frugivory and scatter-hoarding seed-dispersal syndromes. *The Botanical Review*, 78: 10- 31.
- Varela R. O., y Bucher E. H. (2002). Seed dispersal by *Chelonoidis chilensis* in the Chaco dry woodland of Argentina. *Journal of Herpetology*, 36: 137- 140.
- Vaz V. C., Santori R. T., Jansen A. M., Delciellos A. C., y D'Andrea P. S. (2012). Notes on food habits of armadillos (Cingulata, Dasypodidae) and anteaters (Pilosa, Myrmecophagidae) at Serra da Capivara National Park (Piauí State, Brazil). *Edentata*: 13, 84- 89.
- Vázquez D. P., Morris W. F., y Jordano P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8: 1088- 1094.
- Vázquez D. P., Chacoff N. P., y Cagnolo L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology*, 90: 2039- 2046.

- Villagra P. E., Marone L. y Cony M. (2002). Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seed during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology*, 27: 416- 421.
- Villagra P. E., Defosse G. E., Del Valle H. F., Tabeni S., Rostagno M., Cesca E., y Abraham E. (2009). Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: implications for their management. *Journal of Arid Environment*, 73: 202- 211.
- Villaseñor N. R., Blanchard W., Driscoll D. A., Gibbons P., y Lindenmayer D. B. (2015). Strong influence of local habitat structure on mammals reveals mismatch with edge effects models. *Landscape Ecology*, 30: 229- 245.
- Walker B., Kinzig A., y Langridge J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2: 95- 113.
- Wang B. C., y Smith T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 379- 386.
- Wang P., Robins G., Pattison P., y Lazega E. (2013). Exponential random graph models for multilevel networks. *Social Networks* 35: 96-115.
- Warrag M. O. A. (1994). Autotoxicity of mesquite (*Prosopis juliflora*) pericarps on seed germination and seedling growth. *Journal of Arid Environments*, 27: 79- 84.
- Wasserman S. y Pattison P. (1996). Logit models and logistic regressions for social networks: I. An introduction to markov graphs and p\*. *Psychometrika*, 61: 401- 425.
- Wenny D. G., Devault T. L., Johnson M. D., Kelly D., Sekercioglu C. H., Tomback D. F., y Whelan C. J. (2011). The Need to Quantify Ecosystem Services Provided By Birds. *The Auk*, 128:1- 14.
- White D. W. (1989). North American bird-dispersed fruits: ecological and adaptive significance of nutritional and structural traits. Tesis Doctoral. Rutgers- The State University, New Brunswick, N.J.
- Wickham H. (2009). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wiens J. A. (2009). Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. *Landscape Ecology*, 24: 1053- 1065.
- Willson M. F., Rice B. L., y Westoby M. (1990). Seed dispersal spectra: A comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Sciences*, 1: 547- 562.
- Willson M. F. (1993). Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos*: 159- 176.
- Willson M. F., y Traveset A. (2000). The ecology of seed dispersal. En: Fenner M. (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, pp 85- 110. CAB International.



- Wisdom M. J., Rowland M. M., Vojta C. D., Goldstein M. I. (2013). Chapter 7. Monitoring human disturbances for management of wildlife species and their habitats. pp 1- 45. En: Rowland M. M., Vojta C. D. (eds.), A technical guide for monitoring wildlife habitat. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC.
- Wright S. J., Zeballos H., Domínguez I., Gallardo M. M., Moreno M. C., e Ibáñez R. (2000). Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology*, 14: 227- 239.
- Wright S. J. (2003). The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6: 73- 86.
- Zar J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- Zeileis A., Kleiber C. y Jackman S. (2008). Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software*, 27: 1- 25.
- Zollner P. A., y Lima S. L. (1999). Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice. *Animal Behaviour*, 58: 489- 500.
- Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. J., Saveliev A. A. y Smith G. A. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer.

## Anexo 1

### Fotos de las trampas cámara

En este anexo se muestran las fotos de los animales nativos ( $n=13$ ) y domésticos ( $n=2$ ) obtenidas por las trampas cámara (Moultrie M-990i) en los experimentos de interacción entre árboles individuales de *Prosopis flexuosa* y especies de animales en un área protegida (Reserva MaB Ñacuñán) y campos con ganadería aledaños a la Reserva.



Figura A1.1. Fotografía mostrando una trampa cámara (Moultrie M-990i) sostenida sobre un árbol adulto de *Prosopis flexuosa* y orientada hacia un grupo de 20 frutos de *Prosopis* (foto tomada por M.F.M).



Figura A1.2. Foto de *Graomys griseoflavus* (pericote común)



Figura A1.3. Foto de *Akodon dolores* (ratón del pajonal)





Figura A1.4. Foto de *Calomys musculinus* (ratón maicero)



Figura A1.5. Foto de *Microcavia australis* (cuis grande)





Figura A1.6. Foto de *Dolichotis patagonum* (mara)



Figura A1.7. Foto de *Ctenomys mendocinus* (tuco-tuco)



Figura A1.8. Foto de *Lycalopex griseus* (zorro gris)



Figura A1.9. Foto de *Conepatus chinga* (zorrino)





Figura A1.10. Foto de *Chaetophractus vellerosus* (peludo)



Figura A1.11. Foto de *Tupinambis rufescens* (lagarto colorado)





Figura A1.12. Foto de *Galictis cuja* (hurón menor)



Figura A1.13. Foto de *Leopardus geoffroyi* (gato montés)





Figura A1.14. Foto de *Eudromia elegans* (martineta copetona)



Figura A1.15. Foto de *Bos taurus* (vaca)





Figura A1.16. Foto de *Equus caballus* (caballo)

## Anexo 2

### Glosario

**Almacenamiento concentrado** (*Larder- hoarding*): consiste en el almacenamiento de un gran número de semillas en un único sitio, generalmente en las madrigueras de los animales (Brodin 2010). El almacenamiento ocurre principalmente en sitios poco adecuados para la germinación de las semillas y por lo tanto no se lo considera un mecanismo efectivo de dispersión (Vander Wall y Beck 2012). Este tipo de almacenamiento es usualmente desarrollado por animales capaces de defender los cúmulos de alimento (Brodin 2010).

**Almacenamiento disperso o imperfecto** (*Scatter- hoarding*): actividad de almacenamiento de semillas por animales que las consumen en cúmulos dispersos y a poca profundidad en el suelo, esta acción puede conducir a la dispersión de las semillas cuando los cúmulos son abandonados o cuando alguna semilla escapa de ser consumida por los animales (Herrera y Pellmyr 2002; Vander Wall y Beck 2012). Este tipo de dispersión de semillas es más común que ocurra en frutos secos y ambientes áridos (Beck y Vander Wall 2010), los principales grupos de animales que almacenan semillas son los roedores y las aves (Vander Wall y Beck 2012).

**Área protegida:** la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) define a las áreas protegidas como un “espacio geográfico claramente definido, reconocido, dedicado y administrado, a través de medios legales u otros medios efectivos, para lograr la conservación de la naturaleza a largo plazo con los servicios ecosistémicos y valores culturales asociados” ([www.iucn.org](http://www.iucn.org)). Por otro lado, la CBD (Convención sobre la Diversidad Biológica, UNESCO) las define como “un área geográfica definida designada o manejada para cumplir objetivos específicos de conservación” ([www.un.org](http://www.un.org)).

**Anidamiento:** propiedad estructural o topológica de las redes de interacción en la cual los especialistas interactúan con especies que constituyen subconjuntos de especies con las cuales interactúan las especies generalistas (Bascompte y Jordano 2007), o dicho de otro modo, las

interacciones de las especies especialistas son un subconjunto de las interacciones observadas para las especies generalistas (Donatti *et al.* 2011).

**Animales frugívoros:** son animales que consumen frutos y luego regurgitan, defecan, escupen o liberan semillas sin dañar (Jordano 2000). Son considerados dispersores de semillas cuando transportan y depositan semillas viables (Howe 1986). Pueden ser frugívoros obligados, es decir que dependen totalmente de los frutos para alimentarse (por ejemplo, algunas familias de aves), o frugívoros parciales los cuales consumen otros alimentos además de los frutos (Jordano 2000).

**Borde:** zona de contacto y transición entre dos parches adyacentes que conforman un paisaje (Cadenasso *et al.* 2003).

**Conectancia:** es la proporción de enlaces (*links*) observados sobre el total de enlaces posibles en las redes de interacción (Bascompte y Jordano 2014).

**Conectividad del paisaje:** se refiere a la facilidad y frecuencia del movimiento de los animales entre los parches de hábitat (Taylor *et al.* 1993; Zollner y Lima 1999). La conectividad contribuye a la persistencia de las meta-poblaciones al aumentar la probabilidad de recolonizar parches vacíos y al permitir la expansión de las poblaciones hacia nuevos sitios (Cooney *et al.* 2015).

**Conectividad estructural:** tipo de conectividad definida por la estructura espacial y la composición del paisaje, independientemente de los atributos de los organismos de interés (Rudnick *et al.* 2012).

**Conectividad funcional:** relativa a los requisitos de los organismos que se mueven a través de la estructura del paisaje, describe la medida en que los fragmentos del paisaje facilitan o evitan el movimiento de un individuo entre parches de recursos (Tischendorf y Fahrig 2000; FitzGibbon *et al.* 2007).

**Depredación de semillas:** consumo de semillas pre o post dispersión (es decir antes o después que las semillas hayan estado en contacto con animales dispersores) por animales depredadores de semillas, principalmente insectos, aves y mamíferos (Janzen 1971).

**Dispersión de semillas:** proceso ecológico que implica el movimiento de las diásporas (semillas o frutos) desde la planta madre (Howe y Smallwood 1982). La dispersión ocurre por diversos mecanismos y vectores tales como el viento, agua y animales (van der Pijl 1982).

**Dispersión por endozoocoria:** tipo de dispersión de semillas que implica el consumo de frutos enteros por los animales y la consecuente deposición de las semillas a través de las heces o por regurgitación (Howe 1986).

**Dispersor legítimo:** animal que dispersa semillas viables en sus heces o regurgitándolas (Bustamante *et al.* 1992; Herrera 1989).

**Dispersor eficiente:** animal que dispersa semillas hacia sitios aptos para su germinación y supervivencia (Reid 1989).

**Dispersor eficaz:** animal capaz de generar plántulas por la acción de dispersión de las semillas (Reid 1989).

**Efectividad de la dispersión de semillas:** es la contribución de un animal dispersor a la reproducción de las plantas, idealmente es medida como el número de adultos reproductivos producidos a través de la actividad de un agente dispersor (Schupp 1993). Los componentes de cantidad y calidad del comportamiento de los animales frugívoros influyen a la efectividad de maneras mensurables (por ejemplo, número de visitas a las plantas y número de plántulas que se producen; Herrera y Jordano 1981; Schupp *et al.* 2010, 2017).

**Enlaces (*Links*):** representan las interacciones entre las especies o los individuos (nodos) en las redes de interacción (Bascompte y Jordano 2014).

**Ganadería:** actividad económica que consiste en áreas extensas destinadas a la producción de animales domésticos con fines de producción de carne, leche y cualquier otro producto animal (Asner *et al.* 2004).

**Nodos:** representan a las especies o individuos diferentes que interactúan entre sí en las redes de interacción y están conectados mediante enlaces (Bascompte y Jordano 2014).

**Matriz de adyacencia:** tipo de matriz que contiene los datos utilizados para la construcción de las redes de interacción en donde las especies de plantas se suelen ubicar en las filas y las especies de animales con las que interactúan en las columnas. Las interacciones entre las plantas y los animales se registran en las celdas que componen las matrices (Bascompte y Jordano 2014). Estos datos pueden ser 0 y 1 para el caso de redes cualitativas ó 0 y valores mayores para el caso de redes cuantitativas.

**Modularidad:** propiedad estructural o topológica de las redes de interacción que describe la tendencia de una red a organizarse en *clusters* o grupos (módulos), en tanto que una red modular está organizada en subconjuntos de nodos altamente interconectados entre sí y menos conectados con otros nodos (Olesen *et al.* 2007; Dupont *et al.* 2009).

**Paisaje:** áreas espacialmente heterogéneas formadas por parches y bordes (Cadenasso *et al.* 2003). Es definido como un área con un diámetro que excede a la distancia de dispersión de las especies de interés en tanto que la dinámica espacial entre las poblaciones pueda ocurrir. En el contexto de paisajes dominados por humanos y de especies con distancias de dispersión de unos pocos cientos a unos pocos miles de metros, un paisaje podría definirse como un área de entre 5 a 10 km (Driscoll *et al.* 2013).

**Parches del paisaje:** estructuras del paisaje que pueden ser distinguidos composicional, estructural y funcionalmente de otras estructuras a una escala definida (Cadenasso *et al.* 2003).

**Pastoreo:** hace referencia a la acción específica de forrajeo o pastoreo por parte de animales herbívoros (McNaughton 1993).

**Redes bipartitas de interacción:** tipos de redes en las cuales se representan especies o grupos taxonómicos (denominados nodos) diferentes interactuando entre sí, por ejemplo, plantas interactuando con animales a través de la dispersión de sus semillas, y conectados mediante enlaces (Bascompte *et al.* 2006). En estas redes, la interacción entre los nodos del mismo tipo (por ejemplo, entre planta-planta) no es posible, a diferencia de las redes unipartitas (Bascompte y Jordano 2014).

**Redes cualitativas o binarias:** tipo de redes de interacción en donde los enlaces entre los nodos representan la presencia de interacción entre ellos, los datos con los que se construyen las matrices de adyacencia para construir estas redes toman valores de 0 en caso de que no exista interacción y 1 en caso de presencia de interacción entre los nodos (Tur *et al.* 2014).

**Redes cuantitativas o ponderadas:** tipo de redes de interacción en donde los enlaces entre los nodos representan la intensidad de la interacción entre ellos, los datos con los que se construyen las matrices de adyacencia toman valores de 0 en caso de que no exista interacción entre los nodos y valores mayores a 0 representando la frecuencia o intensidad de las interacciones (Bascompte y Jordano 2014).

**Restauración pasiva:** recuperación de los sistemas ecológicos sin intervención humana y a través de la sucesión ecológica, diferente a la recuperación mediante estrategias de restauración activa (Armesto *et al.* 2007).

**Anexo 3. Tabla A 4. 5**

Resultados de los modelos exponenciales de gráficos aleatorios (ERGM) de, a) red entre árboles y frugívoros en sitios pastoreados y, b) red entre árboles y frugívoros en sitios no pastoreados. Doce modelos diferentes fueron construidos para la red de los sitios pastoreados y diez para el gráfico del sitio sin pastoreo. Los modelos están ordenados en orden creciente de valores BIC (Criterio de Información Bayesiana).

a) Listado y resultados de modelos exponenciales para la red entre árboles y frugívoros de los sitios pastoreados. d.e= desviación estándar. En la siguiente tabla se muestran valores de: coeficientes de cada variable en los modelos, errores estándar (entre paréntesis) y significancia estadística de los coeficientes (asteriscos).

$***p < 0,001$ ,  $**p < 0,01$ ,  $*p < 0,05$ .

| Variables explicativas     | M 1                             | M 2                             | M 3                             | M 4                             | M 5                            | M 6                            | M 7             | M 8                            | M 9                           | M 10                           | M 11                           | M12                           |
|----------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-----------------|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| enlaces                    | 21,05 <sup>***</sup><br>(2,55)  | 22,43 <sup>***</sup><br>(2,34)  | 12,98 <sup>***</sup><br>(1,12)  | 13,40 <sup>***</sup><br>(1,07)  | 8,24 <sup>***</sup><br>(1,40)  | 10,34 <sup>***</sup><br>(1,06) | -0,16<br>(0,38) | 1,58 <sup>***</sup><br>(0,18)  | 0,53<br>(0,52)                | 1,24 <sup>*</sup><br>(0,58)    | 3,15 <sup>***</sup><br>(0,26)  | 2,48 <sup>***</sup><br>(0,10) |
| Altura de árboles          | -0,02 <sup>***</sup><br>(0,002) | -0,01 <sup>***</sup><br>(0,001) | -0,01 <sup>***</sup><br>(0,001) | -0,01 <sup>***</sup><br>(0,001) |                                |                                |                 |                                |                               |                                |                                |                               |
| Frutos en la copa          | 0,005 <sup>***</sup><br>(0,001) | 0,006 <sup>***</sup><br>(0,001) | 0,005 <sup>***</sup><br>(0,001) |                                 |                                |                                |                 | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,001) |                               |                                |                                |                               |
| Vecindario interespecífico | 0,16 <sup>*</sup><br>(0,06)     | 0,12 <sup>*</sup><br>(0,05)     |                                 |                                 | 0,16 <sup>***</sup><br>(0,05)  |                                |                 |                                | 0,14 <sup>***</sup><br>(0,04) | 0,13 <sup>***</sup><br>(0,04)  |                                |                               |
| Vecindario intraespecífico | -0,39 <sup>***</sup><br>(0,08)  | -0,40 <sup>***</sup><br>(0,07)  |                                 |                                 | -0,28 <sup>***</sup><br>(0,06) |                                |                 |                                |                               | -0,14 <sup>***</sup><br>(0,05) | -0,14 <sup>***</sup><br>(0,05) |                               |
| Cobertura de vegetación    | -4,72 <sup>***</sup><br>(0,62)  | -4,60 <sup>***</sup><br>(0,55)  |                                 |                                 | -4,38 <sup>***</sup><br>(0,46) | -3,95 <sup>***</sup><br>(0,43) |                 |                                |                               |                                |                                |                               |



|                                  |                         |                         |         |         |                         |                         |                        |         |         |         |         |         |
|----------------------------------|-------------------------|-------------------------|---------|---------|-------------------------|-------------------------|------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| Suelo desnudo (d.e)              | 1,56                    | 1,44                    |         |         | 1,02                    | 0,39                    |                        |         |         |         |         |         |
|                                  | (1,34)                  | (1,22)                  |         |         | (1,08)                  | (1,05)                  |                        |         |         |         |         |         |
| Mantillo (d.e)                   | -5,21 <sup> * *</sup>   | -6,63 <sup> * * *</sup> |         |         | -4,53 <sup> * * *</sup> | -4,59 <sup> * * *</sup> |                        |         |         |         |         |         |
|                                  | (1,59)                  | (1,44)                  |         |         | (1,26)                  | (1,21)                  |                        |         |         |         |         |         |
| Cobertura estrato bajo (d.e)     | 2,15                    | 1,72                    |         |         | 3,03 <sup> * * *</sup>  | 2,19 <sup> * *</sup>    |                        |         |         |         |         |         |
|                                  | (1,14)                  | (0,99)                  |         |         | (0,85)                  | (0,78)                  |                        |         |         |         |         |         |
| Cobertura estrato medio (d.e)    | 0,74                    | -0,84                   |         |         | -1,39                   | -2,34 <sup> * *</sup>   |                        |         |         |         |         |         |
|                                  | (1,11)                  | (0,93)                  |         |         | (0,80)                  | (0,75)                  |                        |         |         |         |         |         |
| Cobertura estrato alto (d.e)     | 4,33 <sup> * * *</sup>  | 5,03 <sup> * * *</sup>  |         |         | 5,39 <sup> * * *</sup>  | 3,31 <sup> * * *</sup>  |                        |         |         |         |         |         |
|                                  | (1,09)                  | (0,97)                  |         |         | (0,91)                  | (0,75)                  |                        |         |         |         |         |         |
| Mantillo (habitat)               | 4,66 <sup> * * *</sup>  |                         |         |         |                         |                         | 2,97 <sup> * * *</sup> |         |         |         |         |         |
|                                  | (0,59)                  |                         |         |         |                         |                         | (0,38)                 |         |         |         |         |         |
| Cobertura estrato bajo (habitat) | -1,59 <sup> * * *</sup> |                         |         |         |                         |                         | -0,74 <sup> *</sup>    |         |         |         |         |         |
|                                  | (0,45)                  |                         |         |         |                         |                         | (0,29)                 |         |         |         |         |         |
| AIC                              | 443,48                  | 523,61                  | 643,43  | 669,85  | 663,80                  | 688,34                  | 742,40                 | 773,20  | 792,92  | 788,14  | 800,08  | 805,8   |
| BIC                              | 512,40                  | 581,92                  | 659,33  | 680,45  | 711,51                  | 725,45                  | 758,30                 | 783,80  | 803,52  | 804,05  | 810,68  | 811,1   |
| AICw                             | 1                       | 0                       | 0       | 0       | 0                       | 0                       | 0                      | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       |
| Log Likelihood                   | -208,74                 | -250,80                 | -318,72 | -332,92 | -322,90                 | -337,17                 | -368,20                | -384,60 | -394,46 | -391,07 | -398,04 | -401,90 |

<sup>|\*|\*|\*</sup> p < 0,001, <sup>|\*|\*</sup> p < 0,01, <sup>|\*</sup> p < 0,05

### Predictores incluidos en los modelos de la red de sitios pastoreados:

M 1= modelo completo

M 2= características de los árboles, vecindario y microhábitat

M 3= características de los árboles (tamaño y fecundidad)

M 4= tamaño de los árboles

M 5= variables de vecindario y microhábitat

M 6= microhábitat (estructura de la vegetación debajo del dosel arbóreo)

M 7= variables de hábitat

M 8= fecundidad de los árboles

M 9= vecindario interespecífico

M 10= modelo de vecindario

M 11= vecindario intraespecífico

M 12= modelo Bernoulli, incluye solamente los enlaces (efecto total de las interacciones) entre los nodos (árboles y frugívoros)

b) Listado y resultados de modelos exponenciales para la red entre árboles y frugívoros del sitio no pastoreado. d.e= desviación estándar. En la siguiente tabla se muestran valores de: coeficientes de cada variable en los modelos, errores estándar (entre paréntesis) y significancia estadística de los coeficientes (asteriscos).

$***p < 0,001$ ,  $**p < 0,01$ ,  $*p < 0,05$ .

| Variables explicativas           | M 1                             | M 2                             | M 3                             | M 4                             | M 5                            | M 6                            | M 7                             | M 8                           | M 9                            | M 10            |
|----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-----------------|
| enlaces                          | -5,37 <sup>***</sup><br>(1,47)  | -3,30<br>(2,22)                 | -7,60 <sup>***</sup><br>(0,80)  | -7,97 <sup>***</sup><br>(0,78)  | 5,36 <sup>***</sup><br>(0,95)  | 3,95 <sup>***</sup><br>(0,80)  | 0,14<br>(0,09)                  | 0,18 <sup>***</sup><br>(0,07) | 1,10 <sup>***</sup><br>(0,39)  | -0,38<br>(1,27) |
| Altura de los árboles            | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,001)  | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,001)  | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,0009) | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,0009) |                                |                                |                                 |                               |                                |                 |
| Frutos en la copa                | -0,01 <sup>***</sup><br>(0,002) | -0,01 <sup>***</sup><br>(0,002) | -0,01 <sup>***</sup><br>(0,001) |                                 |                                |                                | -0,01 <sup>***</sup><br>(0,002) |                               |                                |                 |
| Frutos en el suelo               | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,002)  | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,002)  | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,002)  |                                 |                                |                                | 0,01 <sup>***</sup><br>(0,002)  |                               |                                |                 |
| Vecindario interespecífico       | 0,05<br>(0,03)                  | 0,04<br>(0,03)                  |                                 |                                 | -0,07 <sup>***</sup><br>(0,03) |                                |                                 |                               | -0,06 <sup>***</sup><br>(0,02) |                 |
| Cobertura de vegetación          | -2,72 <sup>***</sup><br>(0,39)  | -2,67 <sup>***</sup><br>(0,39)  |                                 |                                 | -1,68 <sup>***</sup><br>(0,32) | -1,49 <sup>***</sup><br>(0,32) |                                 |                               |                                |                 |
| Cobertura de vegetación (d.e)    | -1,14 <sup>***</sup><br>(0,39)  | -1,20 <sup>***</sup><br>(0,42)  |                                 |                                 | -0,93 <sup>***</sup><br>(0,34) | -1,17 <sup>***</sup><br>(0,33) |                                 |                               |                                |                 |
| Suelo desnudo                    | 2,38 <sup>***</sup><br>(0,53)   | 2,27 <sup>***</sup><br>(0,54)   |                                 |                                 | 1,05 <sup>***</sup><br>(0,47)  | 1,09 <sup>***</sup><br>(0,47)  |                                 |                               |                                |                 |
| Estrato bajo de vegetación (d.e) | 0,87<br>(0,56)                  | 0,93<br>(0,56)                  |                                 |                                 | 2,75 <sup>***</sup><br>(0,49)  | 2,80 <sup>***</sup><br>(0,49)  |                                 |                               |                                |                 |
| Estrato medio de vegetación      | -0,24<br>(0,44)                 | -0,29<br>(0,45)                 |                                 |                                 | -1,02 <sup>***</sup><br>(0,38) | -1,23 <sup>***</sup><br>(0,37) |                                 |                               |                                |                 |
| Mantillo (hábitat)               |                                 | -1,41<br>(1,09)                 |                                 |                                 |                                |                                |                                 |                               |                                | -0,00<br>(0,82) |

|                                       |         |         |         |         |         |         |         |         |         |                    |
|---------------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------------------|
| Estrato medio de vegetación (hábitat) | 0,06    |         |         |         |         |         |         |         |         | 0,63 <sup>1*</sup> |
|                                       | (0,34)  |         |         |         |         |         |         |         |         | (0,25)             |
| AIC                                   | 946,10  | 948,36  | 1073,53 | 1091,75 | 1128,73 | 1134,87 | 1182,89 | 1220    | 1216,37 | 1217,71            |
| BIC                                   | 993,95  | 1005,77 | 1092,66 | 1101,32 | 1162,22 | 1163,57 | 1197,24 | 1225,02 | 1225,94 | 1232,06            |
| AICw                                  | 0,76    | 0,23    | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0                  |
| Log Likelihood                        | -463,05 | -462,18 | -532,76 | -543,88 | -557,37 | -561,43 | -588,44 | -609,12 | -606,19 | -605,85            |

### Predictores incluidos en los modelos de la red del sitio no pastoreado:

M 1= características de los árboles, vecindario y microhábitat

M 2= modelo completo

M 3= características de los árboles (tamaño y fecundidad)

M 4= tamaño de los árboles

M 5= variables de vecindario y microhábitat

M 6= microhábitat (estructura de la vegetación debajo del dosel arbóreo)

M 7= fecundidad de los árboles

M 8= modelo Bernoulli, incluye solamente los enlaces (efecto total de las interacciones) entre los nodos (árboles y frugívoros)

M 9= variables de vecindario

M 10= variables de hábitat